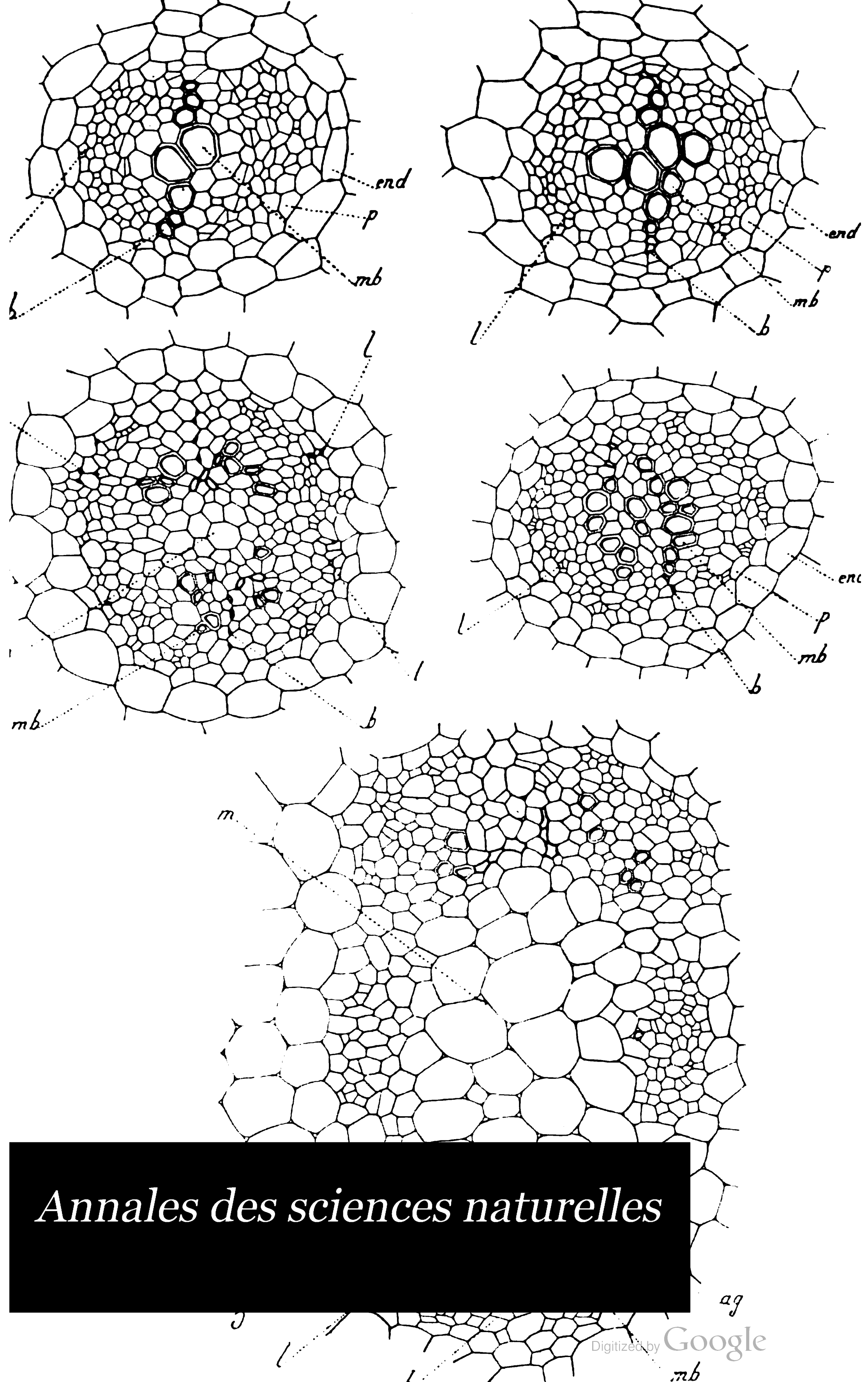

end
p
mb
b
end
p
mb
b
l
l
l
mb
b
enc
p
mb
b
l
m
ag
l
mb
Annales des sciences naturelles

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—

1903

44
A613
~~...~~ v.17

79e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. XVII. N° 1

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — N° 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XVII et XVIII).

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Janvier 1903.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

RECHERCHES

SUR

L'ACIDITÉ VÉGÉTALE

Par A. ASTRUC

I. — INTRODUCTION.

Depuis les mémorables travaux de de Saussure (1) sur la végétation, les recherches de chimie végétale ont été particulièrement fécondes. Une multitude d'auteurs ont, tour à tour, étudié la composition minérale et organique des plantes, des divers organes qui les constituent, ainsi que les variations produites par des conditions différentes d'âge et de milieu.

C'est surtout depuis une quarantaine d'années, après les remarquables découvertes de M. Berthelot sur la synthèse organique, montrant qu'il existe des relations entre les phénomènes vitaux et les phénomènes physico-chimiques, que de nombreux savants ont abordé, avec succès, l'étude des problèmes biologiques, intéressants à la fois par leur portée philosophique et pratique. De sorte que, suivant les termes récents de M. Hofmeister (2), « si le besoin d'une explication des phénomènes physiologiques élémentaires a été la cause du développement d'une science chimique, la chimie, à son

(1) *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804.
(2) *La chimie de la cellule* (Rev. générale des Sciences, 1902, p. 725).

tour, a rendu avec intérêt à la Biologie les services que celle-ci lui avait prêtés au berceau».

Bien qu'il soit difficile, surtout chez les végétaux, de saisir le mécanisme ultime du « processus très embrouillé (1) » de formation et de destruction des principes immédiats, que ceux-ci soient constitués par des éthers, des alcools, des sucres, des tannins, des albuminoïdes, des acides, etc., il n'a pas été sans intérêt d'étudier la répartition de quelques-uns de ces produits dans les divers organes de la plante, et de constater les variations apportées au travail cellulaire par des conditions différentes de végétation; on a pu ainsi dans quelques cas, se rendre compte, au moins approximativement, du mode d'élaboration de ces substances et du rôle qu'elles jouent dans le végétal.

Le présent mémoire contient quelques résultats expérimentaux obtenus par l'étude de l'acidité végétale, question qui, à ma connaissance, n'a été jusqu'ici l'objet d'aucun travail d'ensemble.

On a attribué aux acides organiques contenus dans les végétaux, des rôles bien divers. Certains auteurs ont cru qu'ils servaient à neutraliser les bases nuisibles (H. de Mohl, Schleiden); d'autres ont pensé qu'ils intervenaient dans la formation des albuminoïdes (Emmerling, Kraus), dans la turgescence (de Vries, Aubert), dans la transpiration (Aubert), dans l'excrétion des racines, dans les actions diastasiques, etc. (2).

Je n'ai point la prétention dans ces recherches sur l'acidité végétale de démêler entièrement ce problème si complexe du rôle des acides dans la plante; je ne me propose même pas de mesurer d'une façon très précise dans différents organes, la quantité exacte d'un acide déterminé. La composition des végétaux est si complexe, si variable suivant les espèces, et en ce qui concerne les acides organiques, le nombre en est tellement grand « qu'il serait

(1) Hofmeister, *loc. cit.*
(2) D'après *Ann. agron.*, t. XII, p. 272.

illusoire, comme le dit M. Gerber (1), de chercher dans la variation de l'acidité autre chose qu'une simple indication ». Et même pour avoir une mesure exacte de l'acidité, il faudrait, ainsi que l'ont fort justement indiqué MM. Berthelot et André, déterminer non seulement la quantité d'acides libres, mais encore la proportion d'acides combinés à l'état de sels neutres. « Il n'existe, en effet, d'après ces deux savants (2), aucune relation entre la dose totale des acides végétaux contenus dans une plante à l'état libre ou combiné et le titre acidimétrique des jus extraits de ses différentes parties. »

Le dosage des acides combinés, effectué approximativement par la mesure de l'alcalinité des cendres a été fait dans quelques cas, mais comme, en somme, les sels neutres n'entrent que pour une faible part dans les synthèses dont le végétal est le siège et qu'en outre bon nombre de travaux de chimie agricole ont été effectués sur ce sujet, je l'ai intentionnellement en grande partie négligé.

Je tiens donc à bien préciser au début que les recherches qui vont suivre traitent d'une façon particulière de l'*acidité relative, due aux acides libres et demi-combinés*, c'est-à-dire du titre acidimétrique du jus fourni par les diverses parties d'une plante (préparé comme il sera dit plus loin), sans m'occuper des corps qui contribuent à donner la réaction acide. Quant aux dosages de l'alcalinité des cendres et de l'eau de végétation qui ont été effectués quelquefois, ils n'entrent que comme une part bien secondaire dans mon travail.

J'essaierai donc de déterminer spécialement la proportion relative d'acides libres ou demi-combinés contenus dans les diverses parties d'un certain nombre de végétaux ; de faire à ce sujet quelques comparaisons s'il y a lieu ; de mettre en évidence les relations qui paraissent exister entre l'acidité et quelques-unes des fonctions végétales (respiration, assi-

(1) Gerber, *Recherches sur la maturation des fruits charnus* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1897, p. 31).
(2) *C. R.*, t. CXXXIII, p. 502.

milation, transpiration); de constater l'influence de certaines conditions externes ou internes sur cette acidité ; de tirer enfin, si possible, de cette étude, quelques conclusions générales.

Je manquerais à mon devoir, si je n'adressais dès maintenant l'expression de ma respectueuse gratitude à M. le professeur Gaston Bonnier qui, à plusieurs reprises, m'a ouvert si généreusement les portes du laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, et a été constamment pour moi un conseiller aussi précieux que dévoué.

A l'École de pharmacie de Montpellier, M. le professeur Jadin a singulièrement facilité ma tâche en mettant à ma disposition toutes les ressources de son laboratoire; depuis le début de mes études pharmaceutiques, il a été un de ceux qui ont dirigé mes premiers pas vers l'enseignement; je suis heureux, en joignant son nom à celui de M. le professeur Bonnier, de pouvoir lui donner ainsi une preuve de mon affectueuse sympathie.

II. — HISTORIQUE ET PLAN DU TRAVAIL.

Bien que l'analyse ait depuis longtemps révélé dans les tissus des végétaux, suivant les espèces considérées, la présence de nombreux sels à acides et à bases variés, la question de l'acidité proprement dite, au point de vue de sa répartition et de ses rapports avec les diverses fonctions du végétal, n'a été abordée que depuis une date relativement récente.

Des travaux multiples et souvent contradictoires, ont été effectués sur les fruits, lieux particuliers d'élection des acides, sur leur maturation et sur les transformations subies durant ce temps par l'acidité. Ils sont exposés d'une façon complète dans l'excellent travail de M. Gerber (1); je ne m'y attarderai pas, d'autant plus qu'ils s'écartent suffisamment du sujet qui m'occupe.

(1) Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1897.

En 1869, M. Petit (1) émet sur la formation des acides dans la vigne une hypothèse, d'après laquelle l'acide malique serait primitivement élaboré dans les feuilles; tout en faisant des réserves, l'auteur indique que cet acide organique proviendrait de l'oxydation de la cellulose.

Plus tard, en 1882-1883, dans une série de communications à l'Académie des sciences, M. Leplay (2) fait dériver les acides organiques chez les végétaux de « la transformation organique de l'acide carbonique des bicarbonates et de l'acide carbonique libre, contenus dans le sol et absorbés en dissolution dans l'eau..., les tissus des radicules et des racines ayant pour fonction organique et chimique la transformation de l'acide carbonique de ces sels en acides végétaux ».

MM. Berthelot et André (3) font bientôt justice de cette curieuse théorie, et dans de remarquables recherches sur la végétation étudient avec soin la formation par les végétaux des principes constitutifs de leurs tissus. La question de l'acidité n'est pas négligée par ces deux savants; ils démontrent nettement que l'acide oxalique, en particulier, se forme en majeure partie « dans la feuille, probablement par réduction incomplète de l'acide carbonique par le végétal (4) ».

Mais une catégorie de végétaux, les plantes grasses, « dont les conditions de vie et d'organisation sont profondément différentes (5) » contiennent une grande quantité d'acides organiques, et sont, grâce peut-être à cette circonstance, mieux étudiées. Depuis fort longtemps des observations intéressantes sont faites sur elles, tant au point de vue de leur titre acidimétrique que de leurs échanges gazeux.

Déjà en 1804, de Saussure (6) remarque que certaines

(1) *C. R.*, t. LXIX, p. 760, 1869.
(2) *C. R.*, t. XCV, p. 863, 963, 1335.
(3) *C. R.*, t. XCXIX, p. 949.
(4) *C. R.*, t. CII, p. 995.
(5) Berthelot et André, *C. R.*, t. CII, p. 1049.
(6) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation.*

(*Opuntia vulgaris*) absorbent pendant la nuit de l'oxygène, sans dégager une portion correspondante d'acide carbonique. Il pense, à tort, il est vrai, que cet acide est mis en réserve jusqu'au jour, et se dégage alors.

L'observation de de Saussure, relative aux échanges gazeux nocturnes des plantes grasses (toute question d'interprétation mise à part), est vérifiée bien plus tard, en 1874, par MM. Dehérain et Moissan (1). Ces deux auteurs émettent l'idée que l'oxygène absorbé ainsi pendant la nuit, sans dégagement correspondant d'acide carbonique, est la cause de l'oxydation des hydrates de carbone, avec production d'acide organique.

En 1880, M. Mayer (2) montre que l'acidité des Crassulacées est surtout due à l'acide isomalique et que la désacidification diurne observée pour la première fois en 1851 par M. Hugo de Mohl (3), provient de la décomposition de cet acide, avec émission d'oxygène. Ses expériences sur la formation de l'acide isomalique pendant la nuit, dans une atmosphère d'hydrogène, l'amènent à déduire que ce corps, chez les Crassulacées, se forme indépendamment de toute oxydation. Contestée successivement par M. Kraus (4) et par M. Aubert (5), cette question sera reprise et étudiée dans le cours de ce travail.

Vers 1884, MM. Hugo de Vries (6), Kraus (7), Detmer (8), font, chacun de leur côté, des travaux sur les variations de l'acidité, chez quelques Crassulacées soumises à des influences diverses : obscurité, lumière, chaleur. Leurs recherches démontrent définitivement que cette acidité augmente pendant la nuit et diminue pendant le jour, qu'une

(1) *C. R.*, t. LXXVIII, p. 1112.
(2) *Landwirthschaftl. Versuchs-stationem*, t. XXI, 1880.
(3) *Grandzüge der Anatomie und Physiologie*, 1851.
(4) D'après *Ann. agr.*, t. X, p. 238, 1884.
(5) *Recherches physiologiques sur les plantes grasses* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1892).
(6) *Naturkunde*, 3, *Reechs*, *Deel*, 1. Amsterdam, 1884.
(7) *Abhandlungen der naturforschenden Gesells. Zu Halle*, vol. XVI.
(8) *Pflanzenphysiologie*, 1883.

température élevée gêne la production nocturne et favorise la diminution diurne, etc. M. Hugo de Vries insiste également sur ce fait que, d'après lui, la formation des acides n'a pas de rapport avec l'assimilation; on verra plus loin ce qu'il faut penser de cette opinion.

A la même époque, M. Warburg (1) essaye de dégager de toutes ces expériences et de ses propres travaux une signification biologique des acides organiques chez les plantes grasses. Il constate, entre autres choses, la diminution de l'acidité à la lumière, la coexistence de l'acidification et de la désacidification, la teneur à peu près invariable en acides des tissus sans chlorophylle exposés à la lumière, la diminution des acides dans une atmosphère dépourvue de CO^2, diminution facilitée par l'accès de l'oxygène, la nécessité de ce dernier gaz, mais en faible quantité, pour la formation des acides, etc. Je reviendrai sur certaines de ces données dans quelques-unes de mes expériences.

Plus récemment, M. Mangin (2), étudiant la respiration de plantes ordinaires injectées d'acides organiques, précise les travaux déjà anciens de M. Boussingault (3) sur le même sujet. Alors que ce dernier, en injectant des feuilles de lilas d'acide malique, n'a pas obtenu à la lumière de dégagement d'oxygène, M. Mangin, au contraire, constate dans ces conditions une émission très nette de ce gaz; de plus l'étude de la respiration à l'obscurité lui montre que les feuilles de fusain, de laurier-rose, de lilas, injectées d'acide malique, citrique ou tartrique, possèdent un quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ supérieur à l'unité.

En 1892, M. Aubert (4) reprend l'étude de quelques plantes grasses (Crassulacées, Cactées, Mésembryanthémées). Ses recherches portent spécialement sur quelques Crassu-

(1) *Untersuchungen aus d. bot. Inst. zu Tubingen*, vol. II.
(2) *C. R.*, t. CIX, p. 716.
(3) *Chimie agricole*, t. III, p. 378, 1864.
(4) Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1892.

lacées (*Crassula arborescens*, *Sempervivum tectorum*, *Sedum dendroideum*), chez lesquelles il mesure la proportion et la répartition de l'eau et des acides organiques, en même temps qu'il compare les échanges gazeux fournis par la respiration et l'assimilation chlorophylienne, à ceux des plantes ordinaires. J'aurai l'occasion de reproduire quelques-unes des expériences de l'auteur qui méritent d'être précisées et complétées sur certains points.

MM. Berg et Gerber (1), en 1896, déterminent rigoureusement la nature des acides végétaux chez les Mésembryanthémées, et, dans un travail fort documenté publié en 1897, M. Gerber (2) fait une étude spéciale de la maturation des fruits charnus; à ce propos l'auteur signale déjà quelques rapprochements intéressants au point de vue des échanges gazeux entre les fruits acides et les plantes grasses.

Tels sont brièvement résumés les travaux spéciaux relatifs à l'acidité végétale, point de départ de mes propres recherches. Celles-ci font l'objet de deux parties bien distinctes.

Dans une première partie, j'étudie la répartition de l'acidité chez quelques plantes ordinaires, non grasses; je passe en revue les résultats fournis par la feuille, la tige, la fleur, à différents états de développement; quelques observations sont faites, en passant, sur l'acidité des diverses portions d'une même feuille, des différentes parties des feuilles panachées, des pièces constituantes de la fleur, etc. Mes essais portent sur un nombre d'espèces végétales assez grand, appartenant à des familles botaniques très diverses, et me permettent de tirer de ces données quelques conclusions intéressantes.

La deuxième partie est spécialement consacrée à l'étude de quelques plantes grasses. Les travaux énumérés plus haut, sur ce sujet, m'ont paru mériter de nouvelles observations. Elles ont uniquement porté sur quelques représen-

(1) *Rev. générale de bot.*, 1896, p. 295.
(2) Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1897.

tants de la famille des Crassulacées. J'examinerai successivement la répartition et les variations de l'acidité chez ces plantes, l'alcalinité des cendres, les relations qui paraissent exister entre l'acidité d'une part et d'autre part la teneur en eau, la transpiration, la respiration, l'assimilation, le sectionnement, le milieu gazeux extérieur. Je ne prétends pas attribuer à toutes les plantes grasses les conclusions relatives aux quelques Crassulacées étudiées ici ; loin de moi l'idée de commettre l'imprudence d'une généralisation trop hâtive ; je signale simplement des faits, et j'essaie de les interpréter aussi rationnellement que possible.

Ces *Recherches sur l'acidité végétale* comprendront par suite les deux divisions suivantes :

1° Acidité chez quelques plantes ordinaires (non grasses) ;

2° Acidité chez quelques plantes grasses du groupe des Crassulacées.

Mais avant d'exposer les résultats expérimentaux, il me paraît indispensable de donner d'abord un aperçu sommaire des modes opératoires et méthodes d'analyse employés dans le cours de ce travail.

III. — MÉTHODES DE RECHERCHES.

a. **Dosage de l'acidité relative (acides libres et demi-combinés).** — Pour doser les acides libres et demi-combinés, on pèse l'organe à étudier et on le broye rapidement dans un mortier de verre avec un peu d'eau distillée; on obtient ainsi une sorte de bouillie que l'on verse dans un verre de Bohême, en ayant soin, par des lavages convenables du mortier, d'enlever les dernières traces du mélange qui peuvent y adhérer. On porte alors le vase au bain-marie, à la température de 80-90°, et on l'y maintient pendant vingt minutes environ ; le mélange est filtré, le filtre et l'entonnoir lavés avec quelques centimètres cubes d'eau distillée bouillante, et le liquide clair recueilli est additionné de quelques gouttes de solution alcoolique de phta-

léine du phénol; on y verse ensuite peu à peu, au moyen d'une burette de Mohr, une solution alcaline de potasse au cinquantième du poids moléculaire (1gr,12 KOH par litre), jusqu'à légère coloration rosée, caractéristique du réactif colorant en milieu alcalin; on note le nombre de centimètres cubes de solution employée, et on calcule la quantité qui correspond à un gramme d'organe analysé.

Ainsi déterminés, par ce mode opératoire simple, les résultats que j'ai obtenus sont exprimés, pour les plantes non grasses, par le nombre de centimètres cubes de solution $\frac{N}{50}$ de KOH correspondant à 1 gramme de végétal frais, et aussi par la proportion équivalente en poids d'aeide acétique. Cette expression arbitraire des résultats est justifiée par la très grande variété des acides organiques chez la plupart des végétaux.

Mais pour les plantes grasses, et en particulier pour les Crassulacées spécialement étudiées, j'ai évalué l'acidité relative en acide malique, cet acide organique étant, sinon exclusivement le seul, du moins celui qui prédomine et de beaucoup sur tous les autres, chez ces plantes.

J'ajouterai, comme détail d'observation, que le dosage de l'acidité chez les plantes ordinaires, présente assez souvent quelques difficultés. Les divers principes végétaux sont quelquefois plus ou moins altérés par l'air ou par la chaleur et prennent une coloration foncée, de sorte qu'il faut une certaine habitude pour saisir le virage du réactif; en opérant par touche, c'est-à-dire en portant avec un agitateur de verre une petite partie du mélange sur quelques gouttes de solution de phénolphtaléine placées dans un godet de porcelaine blanche, on arrive, dans quelques cas, à vaincre cette incertitude. Ces difficultés ne s'observent pas avec les plantes grasses. Ici les réactions sont sensibles; il n'est même pas toujours nécessaire de filtrer le mélange avant de le saturer par la solution alcaline; la coloration faiblement rosée de l'indicateur se perçoit très facilement; l'erreur que l'on

commet n'est point supérieure à deux gouttes de la solution alcaline, ce qui ne représente, en somme, que un dixième de centimètre cube de KOH $\frac{N}{50}$, soit environ un dixième de milligramme d'acide malique.

b. **Dosage de l'alcalinité des cendres (acides combinés).** — Les acides qui existent dans les végétaux à l'état de sels neutres, sans influence sur les réactifs indicateurs, ont été, dans quelques cas, évalués *approximativement* en mesurant l'alcalinité des cendres.

L'opération s'effectue ainsi qu'il suit : on déssèche à l'étuve à 110° un poids déterminé de végétal frais ; on le calcine ensuite avec précaution dans une capsule de porcelaine ; les acides organiques sont détruits ou transformés en carbonates On délaye les cendres ainsi obtenues dans une petite quantité d'eau distillée et on verse le mélange dans un vase de Bohême, avec un volume mesuré et en excès de solution titrée d'acide sulfurique au centième du poids moléculaire (0^{gr}, 98 SO^4H^2 par litre). On porte à l'ébullition : les bases libres et les carbonates renfermés dans les cendres sont ainsi saturés et transformés en sulfates. L'excès d'acide est alors déterminé au moyen d'une solution $\frac{N}{50}$ de potasse (1^{gr},12 de KOH par litre), en présence de léine du phénol.

De la quantité de solution alcaline employée, on déduit la proportion d'acide sulfurique libre, ainsi que celle saturée par les alcalis des cendres et, partant, la teneur de la substance analysée en acides combinés.

J'ai indiqué cette alcalinité des cendres par le nombre de centimètres cubes de solution $\frac{N}{50}$ de potasse correspondant à un gramme d'organe frais.

c. **Dosage de l'eau.** — Rien n'est plus simple que de mesurer la teneur en eau d'un organe végétal.

Il suffit, en effet, de détacher la partie à étudier (feuille, tige, etc.), d'en déterminer le poids frais P, la porter ensuite

à l'étuve à 100-110° pendant un temps suffisant pour que deux pesées successives, effectuées à une heure d'intervalle environ, n'indiquent plus de perte de poids; on obtient ainsi un deuxième poids p; $P-p$ représente la perte en eau éprouvée par le poids P de végétal frais.

On exprime généralement cette perte par le rapport $\frac{P-p}{p}$ qui représente la quantité d'eau correspondant à un gramme de poids sec d'organe examiné.

Les résultats obtenus, en suivant ce mode opératoire, sont consignés dans le cours du travail par les valeurs de ce rapport $\frac{P-p}{p}$.

d. **Analyse des gaz.** — Les recherches sur les échanges gazeux des plantes grasses ont été effectuées en employant la méthode de l'*air confiné*, exposée avec détail par MM. Bonnier et Mangin (1).

Je me suis servi de cloches en verre de 90 à 100 centimètres cubes de capacité, reposant sur le mercure; les analyses du gaz initial et du gaz final, faites au moyen de l'appareil de Bonnier et Mangin (2), m'ont permis de constater les changements survenus dans l'atmosphère confinée, d'établir les quotients respiratoires $\frac{CO^2}{O}$, les valeurs du rapport $\frac{O}{C}$ représentant l'assimilation chlorophylienne, et de calculer l'intensité de la respiration, connaissant le poids de la feuille mise en œuvre, le volume de l'atmosphère confinée, la quantité de CO^2 expiré, d'O absorbé, et la durée de l'expérience.

Ce sont là tout autant de questions développées tant de fois, avec force détails, dans des travaux de ce genre, et même dans certains ouvrages classiques, qu'il serait vraiment superflu de s'y arrêter plus longtemps.

(1) *Ann. des sciences naturelles* (6), t. XVII, p. 221.
(2) *Rev. générale de bot.*, t. III, 1891, p. 97.

PREMIÈRE PARTIE

ACIDITÉ CHEZ QUELQUES PLANTES ORDINAIRES (NON GRASSES)

I. — FEUILLE.

a. **Acidité dans les différentes feuilles d'une même plante.** — Les importants travaux de MM. Dehérain, Moissan, Berthelot et André en particulier, nous ont éclairés sur les processus de formation des acides organiques chez les végétaux. Ils résulteraient de phénomènes *complexes*, se rattachant à la fois à la fonction chlorophyllienne et à la fonction respiratoire; or, la feuille est le principal organe où s'accomplissent les diverses fonctions du végétal; d'après l'expression imagée de Dehérain (1), c'est « l'usine dans laquelle s'élaborent les matières organiques » ; c'est donc elle qui doit produire la majeure partie des acides végétaux. L'expérience démontre, en effet, que la feuille est la partie de la plante possédant le maximum d'acidité relative (acides libres et demi-confinés).

Il est très naturel de penser que cette formation est réglée précisément, par la plus ou moins grande intensité des phénomènes respiratoire et assimilateur. Or, les nombreuses recherches des physiologistes ont surabondamment prouvé que ces manifestations de l'activité cellulaire sont variables, non seulement dans les divers organes végétaux, mais encore dans les différentes parties d'un même organe;

(1) Dehérain, *Traité de chimie agricole*, 1892.

Ainsi, les feuilles échelonnées sur une même tige ne respirent et n'assimilent pas toutes de façon identique; par suite, la formation des acides végétaux présente des variations sensibles suivant les régions où on la considère.

Mais il ne faut pas oublier non plus, et c'est là une idée développée par MM. Berthelot et André, que ces acides, formés en grande partie dans les feuilles, sont saturés peu à peu par les bases que le végétal emprunte au sol par ses racines et qui se répandent dans toutes ses parties grâce au système ligneux.

D'une part donc, les diverses feuilles disposées sur une même tige fabriquent des quantités différentes d'acides organiques, et d'autre part, suivant leur âge, elles ont reçu du sol une plus ou moins grande proportion de bases.

En outre, les belles recherches de M. Charabot sur la genèse des composés terpéniques dans les végétaux ont montré que les essences sont d'autant plus riches en éthers qu'elles sont préparées avec des plantes plus développées ; au fur et à mesure de la végétation une partie des alcools formés s'éthérifie, une autre se déshydrate ou s'oxyde. « L'élimination d'eau, qu'elle ait pour effet la formation d'éthers ou celle de terpènes a pour siège les parties vertes de la plante; elle se produit dans le milieu soumis à l'action chlorophyllienne (1). » De sorte que, pendant le développement du végétal, l'acidité d'essences telles que celles de lavande, feuilles d'oranger, *Pelargonium*, diminue de plus en plus ; les éthers chez les végétaux se formant, d'après l'auteur, par union directe des acides et des alcools.

N'est-il pas intéressant de rapprocher tous ces faits? Les feuilles fabriquent à leur état jeune, grâce à l'activité cellulaire incontestablement très grande, une certaine quantité d'acides organiques; ces acides sont peu à peu saturés par les bases du sol; c'est là un phénomène général de la plus

(1) Charabot, Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1900, p. 36.

haute importance auquel s'ajoute chez certaines plantes celui de l'éthérification ; ils amènent tous deux la disparition d'une portion d'acides libres, d'autant plus abondante que les feuilles sont plus âgées.

Et de même que l'éthérification se produit surtout là où l'action chlorophyllienne est active, c'est-à-dire non vers les feuilles du sommet, les plus jeunes, mais vers celles qui atteignent leur développement et verdissement complets, de même la saturation des acides par les bases du sol suit pour ainsi dire une marche parallèle; elle est d'autant plus complète que les feuilles sont mieux développées. Si la chlorovaporisation en facilitant l'élimination de l'eau aide à l'éthérification, il semble également que les feuilles chlorovaporisant le plus sont aussi celles qui ont le minimum d'acidité relative, correspondant à une forte alcalinité des cendres.

Toutes ces considérations qui, *a priori*, peuvent ne paraître que de pures conceptions de l'esprit, ont cependant été soumises au contrôle de l'expérience. Un très grand nombre de dosages ont été effectués simultanément sur des séries de feuilles différemment développées et insérées sur des tiges de plantes variées. Constamment, j'ai observé que l'acidité due aux acides libres et demi-combinés diminue peu à peu à mesure qu'on s'adresse à des feuilles s'écartant du sommet. Je dois dire, cependant, qu'il est difficile de déterminer cette acidité sur les feuilles à peine développées à un état d'extrême jeunesse ; les dosages, par suite de la faible quantité de matière mise en œuvre, sont naturellement un peu incertains, de sorte qu'il serait peut-être imprudent d'établir des règles trop affirmatives sur des données qui restent dans la limite des erreurs possibles en analyse volumétrique. Ce qui permet de formuler cette remarque, c'est que les résultats obtenus avec les feuilles de *Begonia* montrent que le maximum d'acidité ne se trouve pas dans cette plante chez la première feuille enroulée sur elle-même, mais bien vers la deuxième ; c'est à partir de

celle-ci que l'acidité diminue, à mesure qu'on s'adresse à des feuilles s'écartant du sommet.

A part cette restriction, que je rapporte fidèlement ici, on peut dire que, en général *chez les plantes non grasses, l'acidité relative des diverses feuilles insérées sur une même tige, diminue à mesure qu'on examine des feuilles plus âgées.*

Le tableau ci-dessous renferme quelques-unes des nombreuses expériences faites au cours de ces recherches, en juillet, août et septembre 1901. Les exemples étudiés sont variés; ils appartiennent à des familles diverses de botanique; c'est là précisément un appoint pour servir à leur généralisation. J'ai dosé, dans quelques cas, l'alcalinité des cendres, et les résultats obtenus sont consignés dans une des colonnes du tableau.

Nom de la plante.	Feuilles.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).
Ptelea trifoliata.	Feuilles très jeunes.	10,6	12,7	2,0
	— plus âgées.	10,0	12,0	3,3
	— — ...	8,7	10,4	6,0
	— — ...	8,4	10,0	8,2
Evonymus europæus.	Feuilles très jeunes.	9,6	11,5	»
	— plus âgées.	6,9	8,2	»
	— — ...	6,7	8,0	»
	— — ...	5,8	6,9	»
Vitis vinifera.	Feuilles très jeunes.	24,0	28,8	»
	— plus âgées.	19,3	23,1	»
	— — ...	18,0	21,6	»
	— — ...	18,8	22,5	»
	— blanchâtres.	8,8	10,5	»
Ampelopsis hederacea.	Feuilles très jeunes.	25,0	30,0	0,0
	— plus âgées.	20,6	24,7	1,3
	— — ...	19,4	23,2	2,7
	— — ...	16,9	20,2	4,8
	— — ...	16,9	20,2	5,6
	Feuilles commençant à rougir....	14,2	17,0	7,3
	Feuilles complètement rouges.....	8,4	10,0	»

Nom de la plante.	Feuilles.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).
Phaseolus vulgaris.	Feuilles très jeunes.	4,5	5,4	»
	— plus âgées.	4,2	5,0	»
	— — ...	3,3	3,9	»
	— — ...	2,9	3,5	»
	— — ...	2,8	3,4	»
	— jaunâtres..	2,6	3,1	»
Prunus Myrobolana.	Feuilles très jeunes.	14,0	16,8	»
	— plus âgées.	13,9	16,6	»
	— — ...	10,6	12,7	»
Spiræa hypericifolia.	Feuilles très jeunes.	15,2	18,2	»
	— plus âgées.	15,1	18,1	»
	— — ...	14,2	17,0	»
	— — ...	14,0	16,8	»
Spiræa Billardi.	Feuilles très jeunes.	13,8	16,5	»
	— plus âgées.	13,3	15,9	»
	— — ...	12,6	15,1	»
Spiræa opulifolia.	Feuilles très jeunes.	15,3	18,3	»
	— plus âgées.	14,2	17,0	»
	— — ...	10,8	12,9	»
	— — ...	10,1	12,1	»
Rubus fruticosus.	Feuilles très jeunes.	18,3	21,9	5,7
	— plus âgées.	19,6	23,5	12,4
	— — ...	17,6	21,1	17,0
	— — ...	17,6	21,1	17,8
	— — ...	17,5	21,0	23,9
Fragaria vesca.	Feuilles très jeunes.	20,3	24,3	»
	— plus âgées.	19,8	23,7	»
	— — ...	18,9	22,6	»
	— — ...	18,9	22,6	»
Rosa Banksii.	Feuilles très jeunes.	17,7	21,2	4,5
	— plus âgées.	16,8	20,1	5,1
	— — ...	16,7	20,0	5,2
	— — ...	15,2	18,2	8,2
	— — ...	12,1	14,5	15,8
Cratægus pyracantha.	Feuilles très jeunes.	14,6	17,5	»
	— plus âgées.	13,6	16,3	»
	— — ...	11,8	14,1	»
Ribes Grossularia.	Feuilles très jeunes.	16,8	20,1	»
	— plus âgées.	16,1	19,3	»
	— — ...	12,6	15,1	»
	— — ...	11,0	13,2	»

Nom de la plante.	Feuilles.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c.c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c.c.).
Begonia semperfluens.	1re feuille	8,0	9,6	»
	2e —	11,8	14,1	»
	3e —	10,6	12,7	»
	4e —	9,6	11,5	»
	5e —	8,7	10,4	»
	6e —	8,7	10,4	»
Weigelia rosea.	Feuilles très jeunes.	15,5	18,6	6,0
	— plus âgées.	12,8	15.3	7,0
	— — ...	12,2	14,6	7,0
	— — ...	11,7	14,0	10,2
Dahlia variabilis.	Feuilles très jeunes.	7.3	8,7	»
	— plus âgées.	5,2	6,2	»
	— — ...	4,1	4,9	»
Ligustrum ovalifolium.	Feuilles très jeunes.	14,7	18,6	»
	— plus âgées.	13,8	16,5	»
	— — ...	10,4	12,4	»
	— — ...	10,3	12,3	»
Coleus Blumei. Variété rouge jaunâtre.	Feuilles très jeunes.	2,5	3.0	»
	— plus âgées.	2,0	2,4	»
	— — ...	1,9	2,3	»
	— — ...	2,0	2,4	»
	— — ...	1,9	2,3	»
Coleus Blumei. Variété rouge verdâtre.	Feuilles très jeunes.	3,6	4,3	»
	— plus âgées.	3,3	3,9	»
	— — ...	3,3	3,9	»
	— — ...	2,4	3.3	»
	— — ...	2,7	3,2	»
Chenopodium album.	Feuilles très jeunes.	6,4	7,6	»
	— plus âgées.	5,3	6,3	»
	— — ...	4,0	4,8	»
Mercurialis annua.	Feuilles très jeunes.	6.7	8,0	»
	— plus âgées.	6,0	7,2	»
	— — ...	5,8	6,3	»

Il résulte de ce tableau :

1° *Que les chiffres indiquant la mesure de l'acidité relative sont d'autant plus faibles qu'on s'écarte des feuilles les plus jeunes;* chez celles-ci, par suite de l'intensité des réactions chimico-biologiques, les acides se forment, pour être ensuite

utilisés diversement, qu'ils soient saturés par les bases du sol, ou éthérifiés par des alcools, conformément aux données d'auteurs déjà cités.

2° *Que l'alcalinité des cendres augmente à mesure que la feuille vieillit.*

b. **Acidité dans les différentes régions d'une même feuille.** — Comme confirmation du fait que les parties jeunes sont celles qui présentent le maximum d'acidité relative, je dois signaler un certain nombre d'expériences que j'ai effectuées sur les diverses parties d'une même feuille.

Il est prouvé que les feuilles ne s'accroissent pas toutes de la même façon ; les unes ont un développement basipète, c'est-à-dire que leur zone de croissance, et par suite les parties les plus jeunes, se trouvent à la base du limbe : les autres sont à développement basifuge, c'est-à-dire que leur croissance est terminale ; enfin certaines participent à la fois de l'accroissement basifuge et basipète.

L'acidité présente-t-elle des particularités suivant qu'on s'adresse à des représentants de ces différents types ?

J'ai divisé chaque feuille étudiée en trois parties à peu près égales : une portion terminale A, une portion médiane B et une portion basilaire C, et j'ai déterminé le titre acidimétrique du jus dans ces différentes parties. *Celui-ci a présenté un maximum dans les régions d'accroissement.* Ainsi, pour une feuille à développement basipète (*Vitis*, *Quercus*), l'acidité augmente de A jusqu'à C ; si le développement est basifuge (*Phaseolus*, *Prunus*) c'est la partie terminale A qui est le plus acide ; c'est enfin la portion B lorsque l'accroissement est mixte (*Helianthus*).

Mais il y a plus. Lorsqu'on étudie une feuille composée, non seulement chaque foliole présente des relations identiques, mais encore les folioles les plus jeunes sont également les plus acides, qu'elles soient à la base (*Rubus*, *Ampelopsis*), au sommet (*Ailantus*) ou au milieu (*Dahlia*) de la feuille composée :

Nom de la plante.	Partie de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
		Développement basipète.		
Vitis vinifera.	Feuille....	A.........	22,7	27,2
		B.........	22,7	27,2
		C.........	22,9	27,4
Quercus robur *var.* pedunculata.	Feuille....	A.........	18,5	22,2
		B.........	20,4	24,4
		C.........	20,7	24,8
Ampelopsis hederacea.	Foliole....	A.........	14,8	17,7
		B.........	15,5	18,6
		C.........	26,7	32,0
	Foliole terminale........		14,5	17,4
	— médiane.........		14,6	17,5
	— de la base.......		15,5	18,6
Rubus fruticosus.	Foliole....	A.........	18,9	22,6
		B.........	19,7	23,6
		C.........	20,2	24,2
	Foliole terminale.......		18,8	22,5
	— médiane.........		19,4	23,2
	— de la base.......		21,8	27,1
Rosa Banksii.	Foliole terminale.......		14,7	17,6
	— médiane.........		14,8	17,7
	— de la base.......		15,6	18,7
		Développement basifuge.		
Phaseolus vulgaris.	Feuille....	A.........	4,1	4,9
		B.........	3,5	4,2
		C.........	3,3	3,9
Weigelia rosea.	Feuille....	A.........	10,3	12,3
		B.........	9,7	11,6
		C.........	8,8	10,5
Ptelea trifoliata.	Foliole....	A.........	7,5	9,0
		B.........	7,1	8,5
		C.........	6,8	8,1
Ailantus glandulosa.	Foliole....	A.........	20,0	24,0
		B.........	14,0	16,8
		C.........	6,1	7,3
	Folioles du sommet......		22,5	27,0
	— au-dessous......		22,3	26,7
	— —		21,2	25,4
	— —		5,5	6,6

Nom de la plante.	Partie de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{50}{N}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
	Développement mixte.			
Helianthus lætifolius.	Feuille....	A..........	5,6	6,7
		B..........	6,3	7,5
		C..........	5,6	6,7
Dahlia variabilis.	Foliole....	A..........	4,1	4,9
		B..........	4,8	5,7
		C..........	3,4	4,0
	Foliole terminale........		4,2	5,0
	— médiane.........		4,8	5,7
	— de la base.......		4,1	4,9

Tout ceci prouve bien que, *jusque dans les diverses régions d'une même feuille, les parties les plus jeunes paraissent posséder le plus fort titre acidimétrique, dû aux acides libres et demi-combinés.*

c. **Acidité dans les plantes panachées. Plantes étiolées.** — Les expériences précédentes m'ont amené à étudier l'acidité de plantes dites : *plantes panachées.*

Certaines feuilles de ces végétaux possèdent des taches blanchâtres, plus ou moins étendues ; quelquefois même des feuilles sont entièrement décolorées, dépourvues de chlorophylle. Ces surfaces qui respirent, mais n'assimilent pas, possèdent-elles une acidité différente des parties vertes ? Mes essais ont porté sur des feuilles panachées de *Pelargonium Salleroy*, de *Solanum tuberosum*, d'*Acer Negundo.*

Le titre acidimétrique a été trouvé différent, suivant que j'ai examiné les parties incolores ou les parties vertes de ces feuilles.

Nom de la plante.		Partie de la plante.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Pelargonium Salleroy.	I.	Partie blanche du limbe	1,3	1,5
		Partie verte	4,8	5.7
	II.	Partie blanche	1,2	1,4
		— verte	4,5	5.4
	III.	Partie blanche	1,6	1,9
		— verte	4,9	5,8
Acer Negundo.	I.	Partie blanche	12,6	15,1
		— verte	14,2	17,0
	II.	Partie blanche	19,0	22,8
		— verte	19,3	23,1
	III.	Feuille entièrement blanche	12,8	15,3
		Feuille tachetée	14,9	17,8
		Feuille entièrement verte	22,2	26,6
Solanum tuberosum.	I.	Partie blanche	2,4	2 8
		— verte	2,5	3,0
	II.	Partie blanche	3,2	3,8
		— verte	3,3	3,9

Ces résultats semblent donc indiquer que l'*assimilation chlorophyllienne favorise la production des acides organiques chez les végétaux, puisque les parties n'assimilant pas possèdent le plus faible titre acidimétrique.*

Est-ce à dire que les surfaces blanches, dépourvues de chlorophylle, n'ont pas la faculté de produire une certaine quantité d'acides organiques, et que l'acidité qu'on y constate est uniquement due à la diffusion des acides formés dans les parties vertes? Assurément non. Une plante peut ne pas assimiler et posséder cependant, la respiration amenant des oxydations plus ou moins complètes, des produits acides dans ses tissus. Ainsi un plant de haricot, ayant poussé dans une chambre noire, absolument dépourvu de chlorophylle par conséquent, possède néanmoins une acidité marquée dont la respiration est certainement la cause directe. Mais cette acidité ne tarde pas à augmenter peu à peu et pendant un certain temps, si on transporte ce

plant de haricot au dehors, c'est-à-dire si on le place dans des conditions favorables à l'assimilation.

Phaseolus vulgaris.		Indications.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
	20 juillet 1901.	Sortant de la chambre noire..........	1,2	1,4
I.	22 — —	A la lumière depuis deux jours........	2,2	2,6
	23 — —	A la lumière depuis trois jours........	2,6	3,1
	25 — —	A la lumière, bien vert..............	3.1	3,7
	27 — —	—	3,1	3.7
II.	26 juillet 1901.	Tiges étiolées sortant de la chambre noire.	1,8	2,1
	2 août —	Tiges devenues vertes.......... ..	2,7	3,2
	26 juillet —	Feuilles étiolées sortant de la chambre noire.........	4,1	4,9
	2 août —	Feuilles devenues vertes............	5,0	6,0

La formation des acides organiques par l'oxydation des hydrates de carbone, est, pour des parties de végétal comparables, plus forte dans les tissus verts que dans ceux dépourvus de chlorophylle.

d. **Variations de l'acidité au cours d'une même journée.** — Je montrerai plus loin, dans la deuxième partie de ce travail, que l'acidité relative des Crassulacées varie, dans de très grandes proportions, suivant qu'on la mesure le matin ou le soir.

Mayer admet que la désacidification à la lumière ne se constate que chez les plantes grasses. Pour Kraus, toutes les plantes présentent ce phénomène, et enfin, d'après Warburg, l'acidité de bon nombre de plantes diminue à la lumière, mais cette observation n'est pas générale ; elle se manifeste surtout chez les plantes protégées contre la transpiration.

J'ai effectué sur un certain nombre de plantes précédemment étudiées des expériences dans ce sens ; des feuilles tout à fait comparables, analysées les unes le matin, les autres le soir, m'ont montré que la désacidification diurne, sensible dans quelques espèces, est à peine appréciable dans quelques autres.

Nom de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	$\frac{P-p}{p}$
Ptelea trifoliata.	Matin 6 heures..	6,3	7,5	2,02
	Soir 5 — ..	6,1	7,3	1,62
Evonymus europæus.	Matin 6 — ..	5,7	6,8	1,77
	Soir 5 — ..	5,6	6,7	1,65
Vitis vinifera.	Matin 6 — ..	22,7	27,2	2,64
	Soir 5 — ..	21,3	25,5	2,21
Ampelopsis hederacea.	Matin 6 — ..	18,2	21,8	2,92
	Soir 5 — ..	17,1	20,5	2,51
Phaseolus vulgaris.	Matin 6 — ..	3,6	4,3	7,99
	Soir 5 — ..	3,4	4,1	6,89
Spiræa opulifolia.	Matin 6 — ..	11,6	13,9	1,55
	Soir 5 — ..	9,6	11,5	1,39
Rosa Banksii.	Matin 6 — ..	15,7	18,8	1,55
	Soir 5 — ..	15,7	18,8	1,34
Cratægus pyracantha.	Matin 6 — ..	12,0	14,4	1,06
	Soir 5 — ..	11,3	13,5	1,06
Ribes Grossularia.	Matin 6 — ..	11,1	13,3	1,76
	Soir 5 — ..	10,8	12,9	1,46
Weigelia rosea.	Matin 6 — ..	9,2	11,0	2,37
	Soir 5 — ..	9,1	10,9	2,10
Dahlia variabilis.	Matin 6 — ..	3,0	3,6	6,11
	Soir 5 — ..	2,9	3,5	5,65
Ligustrum ovalifolium.	Matin 6 — ..	8,6	10,3	2,20
	Soir 5 — ..	8,2	9,8	2,02
Solanum tuberosum.	Matin 6 — ..	3,3	3,9	4,42
	Soir 5 — ..	3,2	3,8	4,38
Mercurialis annua.	Matin 6 — ..	5,0	6,0	3,16
	Soir 5 — ..	5,0	6,0	3,16

La lumière fait donc généralement perdre une certaine

proportion d'acides à la plupart des plantes ordinaires, mais cette diminution est loin d'être comparable à celle qui se produit chez les plantes grasses. Ces dernières, on le verra pour quelques Crassulacées, ont quelquefois, le soir, une acidité *à peine moitié de ce qu'elle était le matin*.

II. — TIGE.

a. **Acidité dans les différentes régions d'une même tige.** — Lorsqu'on mesure l'acidité relative des différentes régions d'une tige, on constate qu'elle diminue de plus en plus à mesure qu'on s'écarte du sommet.

Ce fait est normal et facile à interpréter. D'une part, les acides organiques prenant naissance dans les feuilles, sont distribués dans toute la plante, les tiges étant, d'après M. Berthelot, « le siège principal de la circulation des humeurs pendant la vie du végétal ». Or, les feuilles jeunes du sommet possèdent le plus fort titre acidimétrique ; rien d'étonnant à ce qu'il en soit de même pour la partie correspondante de la tige.

D'autre part, la tige participe au phénomène respiratoire, et même le plus souvent au phénomène assimilateur ; elle fabrique donc une certaine proportion d'acides organiques, et possède, par suite, une acidité de plus en plus faible, à mesure que la vie cellulaire est moins intense.

Enfin les bases du sol cheminant peu à peu par le système vasculaire, à travers la tige, jusque vers les régions supérieures, saturent, au fur et à mesure qu'elles les rencontrent, les acides organiques produits. On a ainsi un ensemble de raisons expliquant naturellement pourquoi, dans la majorité des cas, *l'acidité relative de la tige diminue, suivant qu'on la détermine dans des parties de plus en plus éloignées du sommet*.

Tout ceci ressort du tableau suivant :

Nom de la plante.	Tiges.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais. (en c. c.)
Ptelea trifoliata.	Région du sommet..	8,5	10,2	2,0
	— au-dessous..	3,3	4.0	2,8
	— — ..	3,3	4,0	3,8
	— — ..	2,2	2,6	4,2
Evonymus europæus.	Région du sommet..	9,3	11,1	»
	— au-dessous..	6,2	7,4	»
	— — ..	5,5	6,6	»
	— — ..	4,3	5,1	»
Vitis vinifera.	Région du sommet..	12,9	15,4	»
	— au-dessous..	8,4	10,0	»
	— — ..	7,6	9,1	»
	— — ..	7,3	8,7	»
	— — ..	4,4	5,3	»
Ampelopsis hederacea.	Région du sommet..	7,0	8,4	2,2
	— au-dessous..	4,9	5,9	3,0
	— — ..	3,9	4,7	3,8
	— — ..	3,0	3,6	5,2
	— — ..	2,8	3,3	5,6
Phaseolus vulgaris.	Région du sommet..	3,3	3,9	»
	— au-dessous..	3,2	3,8	»
	— — ..	3,2	3,8	»
	— — ..	2,6	3,1	»
	— — ..	2,0	2,4	»
	— — ..	1,9	2,3	»
Prunus Myrobolana.	Région du sommet..	11,1	13,3	»
	— au-dessous..	8,8	10,5	»
	— — ..	7,5	9,0	»
Spiræa opulifolia.	Région du sommet..	13,3	15,9	»
	— au-dessous..	11,9	14,2	»
	— — ..	6,5	7,8	»
	— — ..	4,2	5,0	»
Rubus fruticosus.	Région du sommet..	26,4	31,6	10,0
	— au-dessous..	16,3	19,5	7,6
	— — ..	10,7	12,8	6,5
Fragaria vesca.	Région du sommet..	9,2	11,0	»
	— au-dessous..	7,9	9,5	»
	— — ..	7,6	9,1	»
	— — ..	7,6	9,1	»
Rosa Banksii.	Région du sommet..	17,7	21.2	7.0
	— au-dessous..	10,7	12,8	6,9
	— — ..	8,1	9,7	6,7
	— — ..	7,4	8,9	6,5

Nom de la plante.	Tiges.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais. (en c. c.)
Cratægus pyracantha.	Région du sommet..	10,0	12,0	»
	— au-dessous..	7,1	3,5	»
	— — ..	4,4	5,2	»
Begonia semperfluens.	Région du sommet..	6,5	7,8	»
	— au-dessous..	6,6	7,9	»
	— — ..	6,4	7,6	»
	— — ..	7,4	9,8	»
	— — ..	7,4	9,8	»
Weigelia rosea.	Région du sommet..	10,0	12,0	7,7
	— au-dessous..	7,0	8,4	7,0
	— — ..	4,0	4,8	6.5
	— — ..	4,0	4,8	4,3
Dahlia variabilis.	Région du sommet..	4,9	5,8	»
	— au-dessous..	3,0	3,6	»
	— — ..	2,0	2,4	»
Ligustrum ovalifolium.	Région du sommet..	13,6	16,3	»
	— au-dessous..	9,4	11,2	»
	— — ..	4,6	5,5	»
	— — ..	2,4	2,9	»
Coleus Blumei. Variété rouge jaunâtre.	Région du sommet..	1,4	1,6	»
	— au-dessous..	0,8	0,9	»
	— — ..	0,7	0,8	»
Coleus Blumei. Variété rouge verdâtre.	Région du sommet..	2,0	2,4	»
	— au dessous..	1,0	1,2	»
	— — ..	0,9	1,0	»
Chenopodium album.	Région du sommet..	1,8	2,1	»
	— au-dessous..	1,3	1,5	»
	— — ..	0,8	0,9	»
Mercurialis annua.	Région du sommet..	4,5	5,4	»
	— au-dessous..	2,3	2,7	»
	— — ..	1,3	1,5	»

b. **Acidité des vrilles. Comparaison avec la tige et la feuille.** — Quelques espèces végétales présentent des rameaux foliaires développés en vrilles. Celles-ci possèdent une acidité marquée, allant également en diminuant à mesure qu'elles sont insérées plus loin du sommet de la tige.

Nom de la plante.	Partie de la plante.	Acidité relative. en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.)	en acide acétique par gramme frais (en milligr.)
Vitis vinifera.	Vrille n° 1.....	19,1	22,9
	— — 2.....	19,2	23,0
	— — 4.....	16,4	19,6
	— — 6.....	15,5	18,6
	— — 8.....	13,9	16,6
Ampelopsis hederacea.	Vrille n° 2.....	7,5	9,0
	— — 4.....	5,9	7,1
	— — 6.....	5,3	6,3
	— — 8.....	4,2	5,0

J'ajouterai que l'acidité de la vrille, comparée à celle de la feuille et de la tige correspondantes, présente des valeurs intermédiaires.

Voici quelques chiffres à ce sujet, comparant l'acidité relative de feuilles, vrilles et tiges, détachées simultanément du même végétal.

Nom de la plante.		Partie de la plante.	Acidité relative. en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.)	en acide acétique par gramme frais (en milligr.)
Vitis vinifera.	I.	Feuille.....	24,0	28,8
		Vrille......	19,1	22,9
		Tige.......	12,9	15,5
	II.	Feuille.....	18,8	22,5
		Vrille......	15,5	18,6
		Tige.......	7,3	8,7
Ampelopsis hederacea.	I.	Feuille.....	25,0	30,0
		Vrille......	7,5	9,0
		Tige.......	7,0	8,4
	II.	Feuille.....	16,9	20,2
		Vrille......	5,3	6,3
		Tige.......	3,9	4,7
	III.	Feuille.....	14,2	17,0
		Vrille......	4,2	5,0
		Tige.......	2,8	3,3

En résumé : *la tige et la vrille présentent, comme la feuille, dans les parties jeunes, le maximum d'acidité relative, due aux acides libres et demi-combinés.*

III. — FLEUR.

a. **Acidité des fleurs à différents états de développement.** — Déjà en 1860, Isidore Pierre commençait à publier ses intéressantes recherches sur la migration des matières minérales chez les végétaux. MM. Berthelot et André ont, depuis lors, considérablement développé ce sujet, et nettement démontré que les principes immédiats, fabriqués la plupart dans les feuilles, cheminent à travers le végétal jusque dans les fleurs et les fruits.

En tout cas, que les acides organiques proviennent des feuilles, ou qu'ils soient fabriqués dans la fleur elle-même, laquelle respire activement et assimile par ses parties vertes, ils n'existent pas moins dans celle-ci en proportions variables, suivant le développement.

D'autre part, M. Charabot a montré qu'une essence de lavande, fabriquée avec des plantes portant des fleurs en boutons, possède une acidité plus grande que le produit obtenu avec des lavandes ayant leurs fleurs complètement épanouies.

Depuis longtemps, d'ailleurs, toute personne même étrangère aux études botaniques a pu remarquer que les fleurs de quelques Borraginées se comportent comme de véritables réactifs colorants, comparables à une teinture de tournesol sensible. Nettement rouges lorsqu'elles sont encore à l'état de bouton commençant à s'ouvrir, les fleurs de vipérine, bourrache, etc., en se développant, atténuent peu à peu la vivacité de leur couleur, si bien qu'une fois entièrement épanouies, elles ne tardent pas à présenter des pétales bleutés (1), par places, et bientôt entièrement colorés en bleu.

Ne vient-il pas naturellement à l'idée que l'acidité relative

(1) Le jus de ces fleurs passe au bleu ou au rouge suivant qu'on le traite par un alcali ou par un acide, et le virage se produit avec une grande netteté.

diminue au fur et à mesure du développement de la fleur?

Toutes ces remarques m'ont amené à étendre mes recherches à des espèces variées de plantes fleuries, et à doser l'acidité relative de fleurs prises à divers états de développement.

Mes essais effectués pendant l'été de 1901 ont porté, pour une même espèce, soit sur des fleurs en boutons, soit sur des boutons plus développés, soit sur des fleurs complètement épanouies, soit enfin sur des fleurs fanées, dont l'ovaire est déjà bien développé. Il m'a été toujours facile de trouver, sur une même culture, des plantes présentant des organes floraux à ces divers états ; mes expériences effectuées simultanément, le même jour (les conditions variables de sol, de milieu et autres sont ainsi éliminées), présentent toute la rigueur nécessaire pour établir des comparaisons de quelque valeur.

D'une façon générale elles m'ont amené à conclure que l'acidité relative de la fleur, parallèlement à ce qui se passe pour la tige et la feuille, diminue depuis son état en bouton jusqu'à son complet épanouissement. A partir de ce moment, lorsque la fleur commence à se faner, que les pétales sèchent, pendant que l'ovaire s'accroît, on constate une augmentation assez sensible de l'acidité. Tout l'effort vital est alors concentré vers la formation du fruit. Les travaux de MM. Petit, Gerber, Charabot, entre autres, nous ont suffisamment démontré que, plus tard, pendant la maturation, les fruits perdent une certaine quantité d'acides libres ; j'ai cru dès lors inutile d'insister sur ce sujet, et mes expériences ont spécialement porté sur les fleurs.

Nom de la plante.	Fleurs.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Pelargonium zonale.	Boutons jeunes............	15,0	18,0
	— plus développés....	13,7	16,4
	Fleurs épanouies..........	11,4	13,6

Nom de la plante.	Fleurs.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Balsamina hortensis.	Boutons jeunes	5,1	6,1
	— commençant à s'épanouir	3,2	3,8
	Fleurs épanouies	2,4	2,8
	— un peu fanées	5,0	6,0
Phaseolus vulgaris.	Boutons très jeunes	3,6	4,3
	— plus âgés	3,0	3,6
	— plus âgés	2,6	3,1
	Fleurs épanouies	2,1	2,5
	— commençant à se faner.	2,1	2,5
	— fanées (carpelle bien développé)	2,9	3,4
Rosa Banksii.	Boutons très jeunes	13,8	16,5
	— plus âgés	13,5	16,2
	— commençant à s'ouvrir	11,8	14,1
	Fleurs épanouies	8,9	10,6
	Fruit déjà développé	10,1	12,1
	— plus âgé	9,9	11,8
Fuchsia macrostegma.	Boutons jeunes	9,3	11,1
	— plus âgés	8,4	10,0
	Fleurs épanouies	4,0	4,8
	— fanées	6,3	7,5
Aster sedifolius.	Boutons jeunes	6,0	7,2
	— plus âgés	5,9	7,0
	Fleurs épanouies	5,2	6,2
	— commençant à se faner.	6,2	7,4
Helianthus lætifolius.	Boutons jeunes	6,4	7,6
	— commençant à s'épanouir	6,2	7,4
	Fleurs épanouies	5,7	6,8
	— commençant à se faner.	5,3	6,3
Dahlia variabilis.	Boutons jeunes	4,9	5,8
	— plus âgés	3,4	4,0
	commençant à s'ouvrir	2,8	3,3
	Fleurs épanouies	2,7	3,2
	— commençant à se faner.	3,6	4,3
Borrago officinalis (1).	Boutons très jeunes	3,4	4,0
	Fleurs épanouies (violettes)	2,9	3,4
	— — (bleues)	2,3	2,7
	— (pétales tombés)	2,6	3,1

(1) On verra plus loin à quelle pièce de la fleur la Bourrache doit son acidité.

Nom de la plante.	Fleurs.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Echium vulgare.	Boutons jeunes	2.6	3,1
	— commençant à s'ouvrir (violets)	2,5	3.0
	Fleurs épanouies (bleues)	2,1	2,5
	— fanées (pét. tombés)	2,7	3,2
Datura Stramonium.	Boutons jeunes	4,4	5,2
	— plus âgés	4,3	5,1
	Fleurs épanouies	3,1	3,7
	— fanées	3,1	3,7
Petunia nyctaginiflora.	Bouton commençant à s'ouvrir	4,0	4,8
	Fleur épanouie	3.9	4,6
	— fanée	6,1	7,3
Verbascum Thapsus.	Boutons jeunes	3.9	4,6
	— plus développés	2,7	3,2
	Fleurs épanouies	2,1	2,5
Antirrhinum majus.	Boutons jeunes	3,7	4,4
	— plus développés	2.8	3,3
	Fleurs épanouies	2,2	2,6

Les fleurs présentent donc un maximum d'acidité à leur état jeune, et un minimum lorsqu'elles sont complètement épanouies; je rappelle que c'est là un fait à rapprocher des expériences de M. Charabot qui a constaté, dans les essences, une augmentation de l'éthérification et corrélativement une diminution de l'acidité, à mesure que la fleur vieillit.

Mais j'ai poussé plus loin mes investigations.

b. **Acidité dans diverses pièces de la fleur.** — Il résulte des chiffres ci-dessus que l'acidité des fleurs augmente légèrement lorsqu'elles se fanent, pendant que l'ovaire s'accroît. J'attribue précisément cette augmentation de l'acidité à l'accroissement de l'ovaire, lequel est alors le siège de réactions cellulaires très intenses, et devient considérable par rapport au reste de la fleur.

Les dosages acidimétriques effectués sur divers s

pièces florales vont me permettre de confirmer cette opinion.

Le tableau suivant contient un certain nombre d'analyses effectuées sur les sépales, pétales et carpelles de diverses fleurs différemment développées.

Nom de la plante.	Parties de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Phaseolus vulgaris.	Ovaire (périanthe tombé).	Très jeune	3,7	4,4
		Plus âgé	3,5	4,2
		—	3,1	3,7
		—	2,6	3,1
		—	2,3	2,7
Rosa Banksii.	Sépales.	Boutons très jeunes	14,5	17,4
		— plus développés.	12,1	14,5
		— commençant à s'ouvrir	11,5	13,8
		— plus développés.	11,4	13,6
		Fleurs épanouies	10,6	12,7
		— fanées (pét. secs)	10,2	12,2
		— (sép. jaunes adhérents au fruit)	9,2	11,0
	Pétales.	Boutons	18,8	22,5
		— plus âgés	14,4	17,2
		— commençant à s'ouvrir	11,6	13,9
		Fleurs épanouies	7,7	9,2
		— commençant à se faner	7,7	9,2
	Ovaire.	Boutons jeunes	4,4	5,2
		— plus développés.	4,5	5,4
		— commençant à s'ouvrir	4,8	5,7
		— plus développés.	7,5	9,0
		Fleurs épanouies	8,5	10,2
		— fanées (pét. secs)	10,1	12 1
		Fruit commençant à mûrir	6,8	8,1
Fuchsia macrostegma.	Ovaire.	Fleurs épanouies	3 7	4,4
		— fanées	3,7	4,4
		Fruits plus développés	2,0	2,4
		— rouges (mûrs)	1,0	1,2

Nom de la plante.		Parties de la plante.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Borrago officinalis (1).	Sépales.	Boutons	2,4	2,8
		Fleurs épanouies (violettes).	2,1	2,5
		— — (bleues)	1,9	2,2
		— (pétales tombés)	1,8	2,1
	Pétales.	Boutons	Neutre.	»
		Fleurs violettes	Neutre.	»
		— bleues	légèr. alcaline.	»
	Ovaire.	Pétales tombés	Neutre.	»
		Ovaire plus développé	Neutre.	»
Datura Stramonium.	Sépales.	Boutons	2,7	3,2
		— plus âgés	2,7	3,2
		Fleurs épanouies	2,5	3,0
		— fanées	2,1	2,5
	Pétales.	Boutons	3,1	3,7
		— plus âgés	3,0	3,6
		Fleurs épanouies	2,2	2,6
		— fanées	2,8	2,6
	Ovaire.	Boutons	5,0	6,0
		— plus âgés	6,2	7,4
		Fleurs épanouies	6,7	8,0
		— fanées	6,7	8,0
		Fruit plus âgé	4,5	5,4
		— —	3,8	4,5
		— —	3,3	3,9
Verbascum Thapsus.	Sépales.	Boutons	3,7	4,4
		— plus âgés	3,6	4,3
		Fleurs épanouies	3,2	3,8
	Pétales.	Boutons	2,9	3,4
		— plus âgés	2,0	2,4
		Fleurs épanouies	1,9	2,2
	Ovaire.	Pétales tombés	3,3	3,9
		Fruit plus âgé	3,0	3,6
Antirrhinum majus.	Ovaire.	Fleurs épanouies	3,0	3,6
		Pétales tombés	2,6	3,1
		Fruit plus âgé	1,9	2,2

Les sépales et les pétales détachés avec soin, présentent donc les relations d'acidité de la fleur entière, depuis l'état en bouton jusqu'à l'épanouissement ; l'ovaire, au contraire, a une acidité qui, pendant ce temps, augmente légèrement. Puis, lorsque la

(1) L'acidité relative des fleurs de Bourrache provient donc, exclusivement, de l'acidité du calice.

fleur se fane, que les pétales et sépales sèchent et tombent, que l'ovaire a constitué le fruit, l'acidité décroît de nouveau peu à peu pendant la maturation.

Puisque l'acidité des sépales et des pétales diminue progressivement et que, d'autre part, celle des carpelles augmente d'abord pour diminuer ensuite à nouveau pendant la maturation, l'étude de fleurs dioïques telles que celles de *Begonia* doit *a priori*, fournir des résultats instructifs. Alors que la fleur femelle, par suite de la présence de carpelles, doit présenter des valeurs du même ordre que l'ensemble des fleurs (diminution de l'acidité pendant le développement, accroissement pendant le desséchement, et nouvelle diminution pendant la maturation du fruit), les fleurs mâles, au contraire, par suite de l'absence des carpelles, doivent subir un abaissement continu de l'acidité pendant toute la durée de la végétation.

C'est ce que l'expérience vient pleinement confirmer:

Nom de la plante.		Parties de la plante.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Begonia semperfluens (fleurs femelles).	I.	Boutons très jeunes.....	9,3	11,1
		— plus développés	7,7	9,2
		Fleurs épanouies.......	6,1	7,3
		Carpelles légèrem. verts.	6,4	7,6
		— plus âgés	8,2	9,8
		— commençant à sécher......	6,3	7,5
	II.	Boutons très jeunes.....	10,4	12,4
		Fleurs épanouies.......	6,9	8,2
		Carpelles légèrem. verts.	7,8	9,3
		— plus âgés.....	8,7	10,4
		— commençant à sécher......	7,9	9,4
Begonia semperfluens (fleurs mâles).	I.	Boutons jeunes.........	7,8	9,3
		— plus développés.	7,8	9,3
		— demi-ouverts...	7,4	8,8
		Fleurs épanouies	7,4	8,8
		— fanées...........	5,2	6,2
	II.	Boutons très jeunes.....	8,9	10,7
		— plus âgés......	9,0	10,8
		Fleurs épanouies.......	7,2	8,6
		— fanées...........	6,6	7,9

L'ensemble des données ci-dessus rend donc bien compte de ces faits, à savoir que :

L'acidité relative des fleurs (due aux acides libres et demi-combinés) diminue peu à peu pendant le développement.

Et cela parce que :

a) *L'acidité des sépales diminue à mesure que la fleur vieillit;*

b) *L'acidité des pétales présente la même relation.*

c) *L'acidité des carpelles augmente d'abord légèrement jusqu'au moment où la fleur commence à se faner, puis diminue ensuite.*

IV. — RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE.

La répartition de l'acidité, due spécialement aux acides libres et demi-combinés, vient d'être étudiée dans les organes suivants : feuille, tige et fleur.

I. — J'ai observé que les acides végétaux sont en majeure partie fabriqués dans les feuilles jeunes; que ces feuilles possèdent un titre acidimétrique supérieur à celui des feuilles plus âgées; que les acides organiques, dans celles-ci, ont été peu à peu saturés ou éthérifiés; que dans les diverses régions d'une feuille, simple ou composée, les parties jeunes, encore en voie de croissance, présentent un maximum d'acidité relative.

La production des acides organiques paraît intimement liée à la respiration et à l'assimilation ; en effet, le titre acidimétrique de la feuille est supérieur à celui de la tige; celui des parties vertes des plantes panachées domine celui des parties blanches, et enfin chez les plantes étiolées, il augmente par l'exposition à la lumière.

II. — L'étude de la tige m'a fourni des relations du même ordre; l'acidité relative diminue à mesure qu'on la détermine dans des régions de plus en plus éloignées du sommet; les vrilles insérées sur une même tige ont une acidité intermédiaire entre celle de la feuille et de la tige

correspondantes, et de plus en plus faible à mesure qu'elles sont plus âgées.

III. — Quant au titre acidimétrique des fleurs, il décroît encore avec le développement, mais pour augmenter ensuite au moment où la fleur complètement épanouie commence à se faner. Les observations faites sur les sépales, les pétales et les carpelles, montrent que cette augmentation tardive est due à l'accroissement de l'ovaire, lequel devient alors très important, comparativement au reste de la fleur.

L'étude fort intéressante des fleurs dioïques confirme pleinement cette interprétation, puisque les fleurs femelles se comportent ainsi qu'il vient d'être dit pour les fleurs en général, alors que les fleurs mâles présentent, comme acidité, des nombres allant constamment en décroissant.

DEUXIÈME PARTIE

ACIDITÉ CHEZ QUELQUES PLANTES GRASSES DU GROUPE DES CRASSULACÉES

Les plantes étudiées jusqu'ici sont des plantes ordinaires, ne présentant au point de vue de la végétation aucun caractère bien spécial; les échanges gazeux qu'elles ont avec l'atmosphère sont parfaitement connus et ont fait l'objet de très nombreux mémoires.

Par contre, les plantes grasses qui, d'après M. Berthelot, sont « à respiration et échanges gazeux lents », présentent au point de vue de l'acidité des phénomènes particuliers ; la plupart contiennent une quantité relativement considérable d'acides végétaux, et cette teneur varie, suivant les circonstances, entre des limites très étendues ; de plus, l'acidité relative due aux acides libres et demi-combinés, peut ici être très facilement évaluée, parce que les virages des réactifs colorants employés ne présentent pas l'incertitude que l'on rencontre souvent dans les déterminations de même genre, chez les plantes ordinaires. En un mot, les différences entre ces deux catégories de plantes, sous le rapport de l'acidité, sont si notables, qu'elles justifient parfaitement la séparation que j'ai faite de leur étude, ainsi que l'examen plus approfondi de quelques Crassulacées, entrepris dans la deuxième partie de ce mémoire.

I. — ACIDITÉ RELATIVE (ACIDES LIBRES ET DEMI-COMBINÉS).

a. **Variations avec le développement.** — Des rosettes de *Sempervivum tectorum*, prises sur la même culture, à divers états de développement, se trouvant, par suite, dans les mêmes conditions de milieu, et différant seulement par leur âge, ont été analysées au point de vue de leur richesse en acide malique libre ou demi-combiné et ont donné les résultats suivants :

Date et heure de l'expérience.	Indication des rosettes.	Poids frais. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gram. frais (en c. c.).	Acide malique par gram. frais (en milligr.).
20 juillet 1901.	Rosette jeune	0,635	5,8	7,7
4 heures matin.	— plus âgée ..	5,155	4,0	5,3
20 juillet 1901.	Rosette jeune	0,971	2,4	3,2
2 heures soir.	— plus âgée ..	4,285	2,3	3,1
	Rosette jeune	0,089	7,8	10,4
21 août 1901.	— plus âgée ..	0,965	6,1	8,1
5 heures matin.	— — ..	1,555	6,1	8,1
	— — ..	3,826	6,0	8,0
	Rosette jeune	0,057	3,5	4,7
	— plus âgée ..	0,120	3,3	4,4
21 août 1901.	— — ..	0,670	3.2	4,3
5 heures soir.	— — ..	0,703	3,2	4,3
	— — ..	2,553	3,3	4,4
	— — ..	3,898	3,0	4,0

Bien que les différences soient faibles, la quantité d'acides organiques semble diminuer *légèrement* à mesure qu'on s'adresse à des plantes plus âgées.

M. Aubert est arrivé à une conclusion opposée (1) : « Les rosettes jeunes de *Sempervivum*, dit-il, renferment une faible proportion d'acide malique ; à mesure qu'elles se développent, elles contiennent une plus grande quantité d'acide... »

Cependant, si on examine les trois premiers résultats de

(1) Thèse Aubert, p. 24.

ses expériences, on est frappé de voir des pieds de *Sempervivum tectorum*, présentant entre eux des différences de poids relativement considérables (0gr,0294, 0gr,1364, 0gr,4756) posséder respectivement 0mgr,90, 0mgr,86 et 0mgr,84 d'acide malique par gramme frais; cela indique bien que, conformément à mes propres expériences : *la richesse en acide malique des rosettes de Sempervivum diminue, mais très légèrement, à mesure qu'elles se développent.*

b. **Répartition dans les différentes feuilles d'une même plante.** — MM. Hugo de Mohl (1), Kraus (2), de Vries (3), en particulier, ont depuis longtemps observé que les plantes grasses, par un séjour de quelques heures à l'obscurité, s'enrichissent fortement en acides organiques, et que ces derniers disparaissent ensuite partiellement, et peu à peu, à la lumière du jour.

Ce fait est exact; je l'ai très souvent vérifié; on va voir qu'il est important d'en tenir compte dans les déterminations effectuées sur les plantes grasses.

De ses expériences, M. Aubert (4) a conclu que « la richesse en acide malique des feuilles des Crassulacées croît, depuis le bourgeon terminal, jusqu'en un point de la tige dont les feuilles ont à peu près atteint leur développement maximum; puis elle décroît chez les feuilles adultes qui commencent à subir une altération, sans que la proportion de l'acide organique y devienne cependant négligeable ».

Ces données sont loin d'être suffisantes; j'ai essayé de les compléter, et de justifier ainsi cette partie de mon travail.

Le tableau suivant résume quelques-uns des nombreux résultats obtenus avec quelques Crassulacées, en opérant sur des feuilles détachées d'après une ligne allant du centre de la rosette à la périphérie; les expériences ont été faites

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*
(4) *Loc. cit.*, p. 29.

les unes le matin, à la première heure, les autres le soir, lorsque le végétal a reçu la lumière directe du soleil, pendant plusieurs heures.

	Date et heure de l'expérience.	Poids frais des feuilles. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
		1° *Sempervivum tectorum*.		
I.	22 août 1901 5 heures *matin*.	0,047	4,2	5,6
		0,095	4,2	5,6
		0,255	4,3	5,7
		0,550	7,8	10,4
		1,165	7,6	10,2
		1,685	4,0	5,3
	23 août 1901 5 heures *soir*.	0,037	2,7	3,6
		0,385	2,5	3,3
		0,420	2,3	3,0
		0,535	2,2	2,9
		0.592	1,8	2,4
		1,555	1,2	1,6
II.	12 avril 1902 7 heures *matin*.	0,055	1,8	2,4
		0,134	2,2	2,9
		0.322	2,7	3,6
		0,557	3,0	4,0
		1,012	4,4	5,9
		1,139	3,5	4,5
	18 avril 1902 5 heures *soir*.	0,132	2,2	2,9
		0,202	1,9	2,5
		0,375	1,3	1,7
		0,690	1,0	1,3
		0,948	1,0	1,3
		0,700	0,9	1,2
		2° *Echeveria glauca*.		
I.	26 août 1901 5 heures *matin*.	0,184	4,3	5,7
		0,291	4,4	5,9
		0,695	5,6	7,5
		2,247	7,6	10,2
		3,618	8,4	11,2
	26 août 1901 3 heures *soir*.	0,065	3,8	5,1
		0,200	3,7	4,9
		0,270	3,7	4,9
		0,965	3,0	4,0
		2 622	3,0	4,0
		3,956	2,8	3,7

	Date et heure de l'expérience.	Poids frais des feuilles. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
II.	19 septembre 1901 7 heures *matin.*	0,375	3,2	4,2
		3,091	5,0	6,7
		2,902	6,4	8,5
		3,017	7,1	9,5
	19 septembre 1901 4 heures *soir.*	0,300	3,0	4.0
		1,262	2,7	3,6
		1,987	1,7	2,2
		2,845	1,1	1,4
III.	6 mars 1902 7 heures *matin.*	0,218	4,1	5,5
		0,780	5,3	7,1
		1,412	5,4	7,2
		2,001	4,0	5,3
	6 mars 1902 2 heures *soir.*	0,392	2,0	2,6
		0,830	1,8	2,4
		1,269	1,5	2,0
		1,580	1,0	1,3

Le simple examen de ce tableau permet de faire les remarques suivantes :

1° La répartition de l'acide malique libre ou demi-combiné, dans les Crassulacées, est sensiblement conforme, le matin, à la règle énoncée par M. Aubert ; *toutefois ce sont seulement les feuilles les plus externes qui présentent une légère diminution dans la teneur en acides* ; et même cette diminution ne peut être donnée comme générale, puisqu'elle ne s'est pas manifestée dans toutes les expériences faites avec les *Echeveria.*

2° *La lumière ne provoque pas seulement des changements dans la teneur des feuilles des Crassulacées, en acides organiques, fait connu depuis longtemps ; elle influe aussi sur la répartition de ces mêmes acides ; celle-ci est, le soir, de sens diamétralement opposé à ce qu'elle était le matin* (1).

3° *Les variations dans la teneur individuelle des diverses feuilles, examinées le matin et le soir, sont considérables pour les feuilles périphériques ; les feuilles centrales plus ou moins*

(1) L'expérience que voici vient encore confirmer ce résultat : au début d'une belle journée de septembre 1901 (le 26), j'ai placé un pied d'*Echeveria*

imbriquées les unes sur les autres, par conséquent moins exposées à la lumière, présentent de faibles oscillations.

Ces faits, ainsi brièvement résumés, montrent combien le contenu cellulaire des plantes grasses est variable, suivant qu'on l'examine après quelques heures d'obscurité ou de lumière, et combien il est nécessaire de faire des réserves dans l'énoncé des lois de répartition de l'acidité, chez ces plantes.

c. **Répartition dans les différentes régions d'une même feuille.** — Il résulte des expériences de M. Aubert (1) sur le *Crassula arborescens*, et des miennes sur le *Sempervivum tectorum*, l'*Echeveria glauca*, le *Sedum Telephium*, que les acides libres ou demi-combinés ne sont pas également répartis dans une même feuille de Crassulacée.

Si on divise cette feuille en trois parties : une terminale A, une médiane B, et une basilaire C, et qu'on détermine dans chacun de ces fragments le titre acidimétrique, on constate qu'il va en diminuant de A jusqu'à C.

moitié à la lumière solaire directe, moitié à une lumière diffuse très peu intense. L'analyse effectuée le soir m'a donné :

	Poids frais des feuilles. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
Moitié de la plante *au soleil.*	0,552	2,7	3,6
	1,093	1,8	2,4
	3,158	1,3	1,7
	2,063	1,0	1,3
Moitié de la plante *peu éclairée.*	0,945	2,7	3,6
	3,870	4,3	5.7
	3,800	5,0	6,7
	3,200	5,3	7,1

Ainsi donc, sur la *même plante*, la série de feuilles exposée au soleil présente une répartition des acides *diamétralement opposée* à la série qui a reçu très peu de lumière ; dans ce dernier cas, l'acide malique est réparti de la même façon que le matin.

(1) *Loc. cit.*, p. 30.

Nom de la plante.	Date et heure de l'expérience.	Portion de la feuille.	Poids frais. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
Sempervivum tectorum.	22 août 1901 6 heures matin.	A	0,165	6,0	8,0
		B	0,635	5,0	6,7
		C	0,835	2,1	2,8
	22 août 1901 3 heures soir.	A	0,315	1,5	2,0
		B	0,628	1,1	1,4
		C	0,570	1,0	1,3
Echeveria glauca (1).	23 août 1901 6 heures matin.	A	1,232	11,0	14,7
		B	1,845	9,7	13,0
		C	1,825	8,2	11,0
		D	2,292	4,4	5,9
	23 août 1901 3 heures soir.	A	1,405	6,2	8,3
		B	1,980	4,9	6,5
		C	2,130	3,6	4,8
		D	3,313	3,1	4,1
Sedum Telephium.	21 août 1901 2 heures soir.	A	0,255	2,7	3,6
		B	0,385	2,5	3,3
		C	0,285	2,1	2,8

Chez quelques Crassulacées, la richesse en acide malique, dans une même feuille, décroît donc de la partie terminale jusqu'à la base. Il y a cependant à cette règle des exceptions. M. Kraus (2), en effet, a montré que l'inverse avait lieu pour les feuilles de *Bryophyllum*, dans lesquelles la partie basale possède le plus fort titre acidimétrique.

II. — ALCALINITÉ DES CENDRES (ACIDES COMBINÉS).

Parallèlement à l'étude de la répartition des acides libres et demi-combinés, j'ai pensé qu'il serait de quelque intérêt de mesurer dans une série de feuilles d'une Crassulacée, et dans une même feuille, l'alcalinité des cendres, laquelle donne une valeur *approximative* des acides combinés. Ces recherches m'ont permis de faire quelques observations dignes d'être signalées, et d'établir des relations intéressantes avec l'acidité relative, que j'ai eu soin de déterminer en même temps.

(1) Les feuilles d'Echeveria ont été divisées, du sommet à la base, en quatre parties : A, B, C, D.

(2) *Annales agronom.*, t. X, p. 238.

a. **Répartition dans les différentes feuilles d'une même plante.** — Le tableau ci-dessous résume quelques-uns des résultats obtenus au point de vue de l'acidité relative, de l'acidité due aux acides combinés, et du rapport trouvé entre les acides combinés et les acides relatifs ; ils proviennent d'analyses effectuées sur des feuilles de Crassulacées détachées du pied, comme précédemment, c'est-à-dire d'après une ligne allant du centre de la rosette à la périphérie.

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Numéro d'ordre des feuilles.	KOH $\frac{50}{N}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acides combinés.	KOH $\frac{50}{N}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acidité relative.	Rapport de l'acidité due aux acides combinés à l'acidité relative.
Sempervivum tectorum.	12 avril 1902 *matin.*	2	2,5	1,8	1,38
		4	3,7	2,2	1,68
		6	7,2	2,7	2,66
		8	7,7	3,0	2,56
		10	11,3	4,4	3,27
		12	15,7	3,5	4,65
	Résultat moyen.......		11,33	3,57	3,17
	18 avril 1902 *soir.*	2	3,7	2,2	1,68
		4	4,1	1,9	2,15
		6	5,5	1,3	4,23
		8	7,2	1,0	7,20
		10	12,1	1,0	12,10
		12	15,2	0,9	16,80
	Résultat moyen.......		11,44	1,18	9,69
Echevaria glauca.	6 mars 1902 *matin.*	2	4,8	4,1	1,17
		4	6,6	5,3	1,24
		6	7,1	5,4	1,31
		8	7,4	4,0	1,85
	Résultat moyen.......		7,04	4,76	1,47
	6 mars 1902 *soir.*	2	7,0	2,0	3,50
		4	7,8	1,8	4,33
		6	7,7	1,5	5,13
		8	8,9	1,0	8,90
	Résultat moyen.......		8,01	1,44	5,56
	8 mars 1902 *matin..*	2	8,1	4,4	1,84
		4	10,1	5,4	1,87
		6	11,8	5,8	2,03
		8	12,3	4,4	2,79
	Résultat moyen.......		11,64	5,07	2,29
	8 mars 1902 *soir.*	2	8,7	2,4	3,62
		4	9,8	2,3	4,26
		6	11,3	2,3	4,91
		8	12,7	1,4	9,07
	Résultat moyen.......		11,34	1,96	5,78

Les chiffres ci-dessus permettent de constater que dans les Crassulacées :

1° *Les nombres représentant la teneur des feuilles en acides combinés (mesurée par l'alcalinité des cendres) vont en augmentant à mesure qu'on examine des feuilles plus âgées ;*

2° *Ils sont sensiblement les mêmes le matin et le soir ; la diminution diurne de l'acidité relative n'est donc pas due à la saturation des acides organiques par les bases* (1)*;*

3° *Les acides libres et demi-combinés présentent les répartitions distinctes et opposées déjà indiquées pour le matin et le soir* (Voy. p. 42) ;

4° *Le rapport qui existe entre l'acidité due aux acides combinés et l'acidité relative, croît à mesure que l'on observe des feuilles plus rapprochées de la périphérie ; par suite de la désacidification diurne, ce rapport est beaucoup plus grand le soir que le matin.*

b. **Répartition dans les différentes régions d'une même feuille.** — J'ai indiqué précédemment que l'acidité relative, dans une feuille d'*Echeveria*, décroît de la partie terminale à la base. L'alcalinité des cendres suit une marche semblable :

(1) Un certain nombre d'autres expériences ont été effectuées en opérant sur des feuilles détachées le matin de la plante mère et exposées au soleil. L'acidité relative diminue peu à peu, comme pour les feuilles du pied primitif; les acides combinés restent, au contraire, en quantité équivalente à celle du matin. On conçoit, d'ailleurs, que la feuille n'ayant plus ici de communication avec la plante, la disparition de l'acidité relative ne soit pas due à la saturation des acides libres, par les bases du sol. Cette expérience ne fait que confirmer des recherches analogues de M. Kraus et de M. de Vries.

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Partie de la feuille.	KOH $\frac{N}{50}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acides combinés.	KOH $\frac{N}{50}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acidité relative.	Rapport de l'acidité due aux acides combinés à l'acidité relative.
Echeveria glauca.	19 février 1902 *matin.*	A....	14,4	6,7	2,14
		B.....	9,3	4,5	2,08
		C.....	6,9	3,3	2,06
	Résultat moyen.......		8,80	4,25	2 07
	19 février 1902 *soir.*	A....	13,2	4,6	2,86
		B.....	9,0	3,2	2.80
		C.....	8.9	3,0	2,96
	Résultat moyen.......		9,54	3,25	2,93
	14 avril 1902 *matin.*	A....	8,0	8,6	0,93
		B.....	6,8	7,1	0,96
		C.....	5,7	5,0	1,14
	Résultat moyen.......		6,75	6,65	1,01
	14 avril 1902 *soir.*	A....	6,4	2,8	2,28
		B.....	6,3	2,7	2,33
		C.....	5,9	2,4	2,45
	Résultat moyen.......		6,29	2,64	2,38

Ces résultats montrent que dans une même feuille de l'espèce étudiée :

1° *Les acides combinés diminuent de la partie terminale à la partie basilaire de la feuille ;*

2° *Il existe un rapport sensiblement constant entre l'acidité due aux acides combinés et l'acidité relative ; ce rapport est plus ou moins élevé suivant l'heure du jour où l'analyse est effectuée.*

L'étude des acides combinés chez les Crassulacées ne me retiendra pas plus longtemps. Puisque, en somme, la quantité d'acide à l'état de sels neutres, déterminée par l'alcalinité des cendres, change peu dans une journée et que, d'autre part, l'acidité relative subit des variations périodiques profondes et très particulières, c'est cette acidité due aux acides libres et demi-combinés qui présente seule de l'intérêt. C'est sur elle que porteront spécialement les recherches ultérieures sur l'acidité.

III. — TENEUR EN EAU ET TRANSPIRATION. — RELATIONS AVEC L'ACIDITÉ.

Il me paraît nécessaire de faire suivre les dosages d'acidité de quelques remarques faites au cours de ce travail, relatives à la teneur en eau et à la transpiration des Crassulacées.

On a voulu voir, à mon avis, des relations par trop étroites entre, d'une part, les acides organiques libres et demi-combinés contenus dans la plante, et, d'autre part, la richesse en eau et la transpiration de cette même plante. Certains de mes résultats diffèrent sensiblement de ceux déjà publiés ; c'est pourquoi je crois utile de m'étendre quelque peu sur ce sujet.

a. **Répartition de l'eau dans les différentes feuilles d'une même plante.** — « La courbe de la proportion d'eau, dans les Crassulacées, dit M. Aubert (1), s'élève graduellement à partir des feuilles du centre de la rosette, atteint son maximum intéressant les feuilles de la région moyenne, puis descend peu à peu, montrant que les feuilles adultes de la périphérie sont de moins en moins riches en eau. »

J'ai effectué de nombreux dosages sur des feuilles de Crassulacées de plus en plus âgées, et voici quelques-unes des valeurs de $\frac{P-p}{p}$:

(1) *Loc. cit.*, p. 58.

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	Valeurs de $\frac{P-p}{p}$ pour les feuilles numéros :					
		2	4	6	8	10	12
Sempervivum tectorum (1).	23 août 1901 (5 h. 1/2 matin).	9,83	10,17	10,87	10,10	12,88	18,84
	23 août 1901 (5 h. 1/2 soir).	8,50	9,86	9,83	11,34	15,17	20,55
	18 avril 1902 (8 h. matin).	11,76	12,12	12,29	13,45	13,54	13,67
	18 avril 1902 (4 h. soir).	12,00	12,45	13,09	13,16	13,07	13,47
Echeveria glauca.	26 août 1901 (6 h. matin).	10,00	11,97	14,81	18,48	18,83	»
	26 août 1901 (4 h. soir).	10,66	10,99	11,75	15,36	19,88	18,70
	8 mars 1902 (8 h. matin).	11,22	14,04	16,59	18,25	»	»
	8 mars 1902 (5 h. soir).	12,75	13,02	15,42	14,12	»	»

Comme on le voit, ces résultats diffèrent légèrement de ceux obtenus par M. Aubert : *la proportion d'eau ne croît pas seulement avec le développement des feuilles, jusqu'à la région moyenne de la rosette, mais bien depuis le centre où se trouvent les feuilles les plus jeunes, jusqu'à la périphérie, ou du moins jusqu'aux feuilles très proches de la périphérie.*

b. **Relations entre la teneur en eau et l'acidité.** — Le rapide aperçu précédent, sur la teneur en eau des diverses feuilles d'une Crassulacée, complète les données déjà fournies par M. Aubert sur ce sujet.

Or, M. Hugo de Vries, et après lui, M. Aubert, ont indiqué que le maximum d'acidité, dans les Crassulacées, correspond au maximum de la teneur en eau. En réalité, cette proposition

(1) Le 26 août 1901, j'ai détaché de deux en deux les feuilles d'une rosette de *Sempervivum*, en suivant la spire d'insertion de ces feuilles. J'ai ainsi obtenu 30 feuilles dont j'ai fait 6 groupes de cinq, et j'ai dosé l'eau dans chacun d'eux. Les nombres obtenus pour $\frac{P-p}{p}$ ont été respectivement, en partant des groupes les plus jeunes et continuant par les plus âgés : 6,88 — 8,26 — 9,09 — 10,33 — 11,63 — 11,62.

se trouve bien souvent en défaut. Elle n'est admissible que lorsqu'on considère les résultats fournis par les analyses effectuées de grand matin : à ce moment, en effet, le maximum du rapport $\frac{P-p}{p}$ correspond à peu de chose près, pour une même série de feuilles, au maximum d'acidité relative. Par contre, la même comparaison n'est plus possible le soir, après que la plante a subi quelques heures d'insolation : les acides libres et demi-combinés sont, ainsi que je l'ai indiqué, répartis d'une façon toute différente du matin, bien que la proportion d'eau présente la même répartition dans les deux cas. Mais j'ai déjà indiqué que l'alcalinité des cendres déterminée soit le matin, soit le soir, augmente peu à peu, à mesure qu'on la considère chez des feuilles plus âgées. Or, les travaux de M. Jumelle (1) ont démontré que les « sels élèvent la proportion d'eau dans la plante » et favorisent le développement du parenchyme; par suite, la répartition de l'eau dans les Crassulacées paraît donc être plutôt en relation avec la quantité de sels contenus dans les diverses feuilles, qu'avec leur teneur en acide malique libre ou demi-combiné.

Il n'existe donc pas toujours dans les feuilles des Crassulacées un rapport direct entre la proportion d'eau qu'elles contiennent et leur acidité relative; cette proportion d'eau paraît plutôt liée à la quantité de sels renfermés dans les diverses feuilles.

c. **Transpiration des différentes feuilles d'une même plante.** — La détermination de la quantité d'eau transpirée par gramme de plante fraîche, et pendant une heure d'expérience, a été faite par la méthode de la perte de poids, et cela le matin et le soir, c'est-à-dire à des moments où les feuilles présentent une répartition si différente de l'acide malique. Les séries de nombres obtenus, dans les deux cas, sont de même nature, et ont un point minimum correspondant aux feuilles proches de la périphérie.

(1) Jumelle, *Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles*. (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1889, p. 75).

Le tableau suivant a été dressé en résumant les expériences effectuées sur des *Sempervivum tectorum* et des *Echeveria glauca*, le 18 avril et le 17 mai 1902; la dernière colonne indique la teneur en acide malique de feuilles comparables à celles qui ont servi à mesurer la transpiration.

NOM de la plante.	DATE et heure de l'expérience.	NUMÉRO d'ordre des feuilles.	POIDS FRAIS.	PERTE en 2 heures.	PERTE en milligr. par heure et par gramme de poids frais.	ACIDE MALIQUE par gramme de poids frais.
			gr.	gr.		milligr.
Sempervivum tectorum.	18 avril 1902 (8 h. matin).	3	0,166	0,0055	16,5	6,7
		5	0,269	0,009	16,7	8,7
		7	0,413	0,008	9,6	9,5
		9	0,737	0,0095	6,4	11,1
		11	1,120	0,010	4,4	11,1
		13	1,600	0,0205	6,5	7,7
	18 avril 1902 (4 h. soir).	3	0.065	0,0015	11,5	3,6
		5	0,323	0,006	9,2	3,3
		7	0,592	0,0085	7,1	2,6
		9	0,708	0.0095	6,7	2,5
		11	1,252	0,012	4,7	2,1
		13	1,592	0,024	7,5	1,8
Echeveria glauca.	17 mai 1902 (8 h. matin).	2	0,087	0,011	63,2	2,8
		4	0,168	0,018	53,5	3,3
		6	0,642	0,022	17,1	5,1
		8	1,399	0,011	3,7	6,1
		10	2,060	0,011	2,6	5,6
		12	2,485	0,014	2,8	4,8
	17 mai 1902 (4 h. soir).	2	0,158	0,010	31,6	2,1
		4	0,325	0,017	26,1	2,0
		6	0,625	0,020	16,0	1,4
		8	1,421	0.029	10,1	1,0
		10	2,688	0,017	3.3	0,9
		12	2,966	0,037	6,2	0,9

Comme l'a fort bien dit M. Aubert, *la quantité d'eau transpirée par les diverses feuilles d'une Crassulacée diminue, depuis celles qui occupent le centre de la rosette, jusque vers les feuilles proches de la périphérie.*

Ces expériences concordent parfaitement avec la théorie

de M. Wiesner (1) sur les rapports qui existent chez une plante entre la transpiration et l'accroissement : celui-ci étant d'autant plus faible que celle-là est plus forte.

Mais si j'ai ainsi énuméré avec détail un certain nombre de résultats, c'est afin de les examiner de plus près, et de les interpréter peut-être autrement que ne l'a fait M. Aubert dans son travail.

d. **Relations entre la transpiration et l'acidité.** — « La courbe de l'eau transpirée, dit M. Aubert (2), présente un minimum correspondant au maximum d'acide malique. » S'il en est ainsi, s'il y a réellement une relation nette et d'ordre inverse, entre la transpiration des Crassulacées et leur teneur en acide malique, si le minimum de transpiration correspond bien au maximum d'acide malique libre ou demi-combiné, les nombres représentant la quantité d'eau transpirée doivent former deux séries opposées, une pour le matin, l'autre pour le soir; fournis par les expériences du matin, ils doivent être, pour un même pied de Crassulacée, d'autant plus faibles qu'ils ont été déterminés avec des feuilles plus âgées; au contraire, obtenus dans les dosages du soir, ils doivent augmenter peu à peu, à mesure qu'on s'adresse à des feuilles plus éloignées du centre de la plante (on a vu, en effet, que la répartition de l'acide malique libre ou demi-combiné est, le soir, diamétralement opposée à ce qu'elle était le matin).

Or, l'expérience prouve, on vient de le voir, que malgré une répartition différente de l'acidité relative, la transpiration suit, soir et matin, la même loi.

Il faut donc conclure *que la transpiration d'une série de feuilles, dans une Crassulacée, est au maximum dans les feuilles jeunes, proches du sommet, et au minimum dans les feuilles adultes, très voisines de la périphérie, et cela indépendamment de l'acidité relative de ces mêmes feuilles.*

La cause de cette transpiration particulière doit donc être

(1) *Berichte der deutsch, bot. Ges.*, mars 1891.
(2) *Loc. cit.*, p. 61.

cherchée ailleurs que dans la plus ou moins grande richesse des organes en acide malique libre ou demi-combiné.

Elle paraît résider, à mon avis, dans la quantité différente de sels contenus dans les diverses feuilles de la plante. J'ai montré que l'alcalinité des cendres, et par suite la proportion de sels minéraux, dans les Crassulacées, est bien plus considérable dans les feuilles adultes que dans les feuilles jeunes et indépendantes de l'heure du jour à laquelle on la détermine. C'est précisément cette proportion de sels qui paraît influer sur la plus ou moins grande quantité d'eau transpirée. Car s'il est vrai que, d'après les expériences de M. Aubert (1), l'évaporation d'une solution d'acide malique est plus lente que celle de l'eau distillée, il ne faut pas oublier que les recherches de M. Bürgestein (2) et de M. Jumelle (3) ont démontré l'influence également retardatrice des sels minéraux contenus dans la plante, sur la transpiration de celle-ci.

J'ai d'ailleurs, de mon côté, effectué *in vitro* quelques expériences me permettant, jusqu'à un certain point, de confirmer cette opinion. Des solutions de malate neutre de potasse additionnées ou non d'acide malique, ont été faites de telle sorte qu'un volume donné (5 centimètres cubes) contienne respectivement une dose de sel à peu près correspondante à celle qui se trouve dans des feuilles différentes de *Sempervivum*; ces solutions ont été mises à évaporer dans une série d'éprouvettes de semblable dimension, placées dans un endroit obscur, privé d'humidité par l'acide sulfurique.

La perte de poids subie par les diverses solutions a été trouvée plus faible que celle fournie par le même volume d'eau distillée, et d'autant moindre, jusqu'à une certaine limite, que la concentration était plus forte :

(1) *Loc. cit.*, p. 72.
(2) *Ueber der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration*, 1876.
(3) *Loc. cit.*, p. 75.

	DÉSIGNATION DES SOLUTIONS.	TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	PERTE TOTALE.	PERTE en une heure.
		degrés.	heures.	gr.	gr.
I.	5^{cc}. = Eau distillée	15	2	0,052	0,0260
	5^{cc}. = 0^{gr},0067 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,050	0,0250
	5^{cc}. = 0^{gr} 0134 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,045	0,0225
	5^{cc}. = 0^{gr},0201 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,051	0,0225
	5^{cc}. = Eau distillée	15	18	0,478	0,0265
	5^{cc}. = 0^{gr},0067 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,475	0,0263
	5^{cc}. = 0^{gr},0134 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,448	0,0248
	5^{cc}. = 0^{gr},0201 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,456	0,0253
II.	5^{cc}. = Eau distillée	15	2	0,052	0,0260
	5^{cc}. = 0^{gr},0134 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,046	0,0230
	5^{cc}. = 0^{gr},0264 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,046	0,0230
	5^{cc}. = 0^{gr},0402 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,050	0,0250
	5^{cc}. = Eau distillée	15	18	0,478	0,0265
	5^{cc}. = 0^{gr},0134 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,445	0,0247
	5^{cc}. = 0^{gr},264 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,420	0,0233
	5^{cc}. = 0^{gr},402 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,446	0,0247

Bien que ces expériences s'écartent sensiblement des conditions normales de vie de la plante, elles concourent néanmoins à montrer que *la transpiration d'une série de feuilles de Crassulacée semble être*, *comme la répartition de l'eau*, *non en relation avec l'acidité relative de ces diverses feuilles*, *mais bien avec la quantité de sels qu'elles contiennent.*

IV. — FORMATION ET DESTRUCTION DES ACIDES ORGANIQUES.

J'examinerai successivement, dans ce chapitre, la formation chez les Crassulacées de l'acide malique pendant la nuit, et la destruction de cet acide pendant le jour, soit à l'obscurité, soit à la lumière.

a. **Formation des acides. Influence de l'assimilation du carbone.** — L'assimilation chlorophyllienne diurne de la plante grasse influe-t-elle sur la production nocturne des acides organiques?

Les auteurs sont loin d'être d'accord sur ce point. M. Hugo de Vries (1) considère qu'il y a *indépendance absolue* entre les deux phénomènes; M. Aubert (2), au contraire, prétend qu'il y a là une relation de cause à effet, et que « la formation des acides organiques, chez les Crassulacées, pendant la nuit, dépend de l'assimilation du carbone effectuée par ces plantes, à la lumière des jours précédents ».

J'ai fait sur ce sujet à discussion des recherches assez nombreuses; je vais en relater quelques-unes; elles montreront, une fois de plus, qu'en matière de biologie les phénomènes sont complexes, et ne doivent pas donner lieu à des interprétations par trop exclusives.

1° Une rosette très feuillée de *Sempervivum tectorum* a été placée sous une grande cloche de vingt litres de capacité environ, en même temps qu'un cristallisoir renfermant une solution concentrée de potasse, destinée à absorber l'acide carbonique de l'atmosphère. Avec M. de Vries, j'ai constaté que cette Crassulacée, plongée le jour dans un air *exempt d'acide carbonique*, produit néanmoins de l'acide malique pendant la nuit suivante. Je ferai remarquer toutefois que la quantité d'acide organique, ainsi formée, est légèrement inférieure à celle fabriquée la nuit précédente;

(1) *Loc. cit. Bot. Zeit.*, 1884, p. 337.
(2) *Loc. cit.*, p. 43.

de sorte qu'en prolongeant la durée de l'expérience, on obtient, pour les dosages du matin, une série de nombres présentant *une diminution graduelle du premier au dernier*.

Ce fait est dû à ce que la plante n'assimile pas, pendant le jour, le carbone de l'atmosphère externe. Sans doute, la chrorophylle produit bien ici une assimilation de carbone, en ce sens qu'elle décompose la majeure partie de l'anhydride carbonique provenant de la destruction de l'acide malique à la lumière, mais cette assimilation, qui s'effectue au sein même du tissu de la plante, est distincte de l'assimilation proprement dite, c'est-à-dire de la décomposition de CO^2 atmosphérique. Celle-ci ne se produisant pas, et d'autre part une partie de CO^2 dégagé par la plante étant certainement absorbée par la solution de potasse, on conçoit que la proportion d'acide malique formée la nuit, diminue peu à peu.

Voici le résumé de l'expérience que je viens de décrire :

Dates des analyses.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes).	
	5 heures du matin.	5 heures du soir.
23 août 1901............	6,7	3,4
24 — —	6,5	4,8
26 — —	5,6	4,0
27 — —	5,3	2,1
28 — —	4,1	3,8

Ainsi donc, *une Crassulacée placée pendant le jour à la lumière, dans une atmosphère dépourvue d'anhydride carbonique, forme bien la nuit suivante une certaine quantité d'acide malique, mais en proportion moindre que les nuits précédentes*.

2° Une rosette de *Sempervivum tectorum* a été mise *à l'obscurité* pendant un certain temps, et les acides ont été dosés matin et soir sur des feuilles détachées, aussi comparables que possible.

Avec MM. Hugo de Vries et Aubert, j'ai constaté une *diminution lente et régulière* de la proportion d'acide malique, diminution uniquement attribuable à la respiration

Au bout de quelques jours, la plante n'ayant pas assimilé de carbone depuis la mise en expérience, j'ai enlevé, le soir à neuf heures, la grande cloche recouverte de papier noir qui la maintenait à l'obscurité; le dosage des acides, effectué le lendemain matin à quatre heures, a indiqué encore, sur la veille, une légère désacidification. La cloche noire a été immédiatement replacée, puis enlevée de nouveau le soir; un autre dosage des acides, après la nuit, a montré que la diminution de l'acide malique continuait toujours. *La rosette de Sempervivum n'ayant pas assimilé du carbone depuis quelques jours, n'a pas produit d'acide malique pendant la nuit.*

L'expérience a été continuée ainsi qu'il suit : après le dernier dosage dont je viens de parler, effectué à quatre heures du matin, la cloche noire a été définitivement enlevée; par suite, la plante a été exposée, pendant le jour, à une lumière intense : l'acide malique, qui n'avait diminué jusqu'ici que grâce à la respiration, subit alors dans la journée un abaissement considérable, et cela, parce qu'à l'acte respiratoire s'ajoute le phénomène chlorophyllien déjà indiqué plus haut et sur lequel je m'étendrai plus loin.

Mais durant cette journée, la plante a aussi assimilé un peu de carbone provenant de l'atmosphère ambiante; il se forme, par suite, la nuit suivante, une certaine quantité d'acide malique. Ce n'est cependant qu'au bout de trois ou quatre jours, lorsque la rosette de *Sempervivum* a suffisamment assimilé du carbone extérieur, lorsqu'elle a repris sa vie normale, que la proportion d'acide organique, formé pendant la nuit, est comparable à celle qui s'y trouvait au début de l'expérience.

Ces déterminations ont été faites avec toute la rigueur possible, en ayant soin de comparer les résultats avec ceux fournis par des rosettes de *Sempervivum* de grosseur semblable, abandonnées à leur vie normale; celles-ci n'ont présenté au point de vue de la teneur en acide malique, soit le matin, soit le soir, que des nombres conformes à ceux que j'ai déjà indiqués; je crois inutile de les rappeler.

Les faits que je viens de signaler en détail, sont résumés dans le tableau ci-dessous :

Dates des analyses.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes). 4 heures matin.	5 heures soir.	Observations.
9 août 1902....	7,5	7,4	
10 — —....	7,5	6,8	
12 — —....	6.0	5,5	
14 — —....	4,7	4,5	Enlevé la cloche à 9 h. soir.
15 — —....	4,4	4,0	Remis la cloche à 4 h. matin. Enlevé — à 9 h. soir.
16 — —....	3,7	2,6	Non remis la cloche.
17 — —....	4,7	3,0	
19 — —....	7,6	3,3	

Ces résultats, complétant ceux obtenus par M. de Vries et par M. Aubert, montrent bien *qu'il y a une relation directe entre l'assimilation du carbone par une Crassulacée, pendant le jour, et la production nocturne de l'acide malique.*

b. **Influence de la température sur la formation des acides.** — M. Hugo de Vries et M. Detmer ont indiqué qu'une température de 40° empêche la production nocturne de l'acide malique chez les Crassulacées,

Cette formation se produit encore à 30°, ainsi que cela ressort du tableau ci-dessous :

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes). Mise en expérience.	Expérience à 15°.	Expérience à 30°.
Sempervivum tectorum.	29-30 avril 1902.	2,6	6,4	4,8
		2,6	8,4	5,7
	30 avril-1er mars 1902.	2,9	6,4	4,8
		2,0	7,2	3,0
Echeveria glauca.	9-10 mars 1902.	2,2	7,1	3,8
		2,2	6,5	3,8

Une basse température favorise donc la production nocturne de l'acide malique, chez les Crassulacées.

La suite du travail donnera l'explication de ce phénomène.

c. **Relations entre la formation des acides et la respiration.** — De ce que les Crassulacées ont un contenu cellu-

laire tout à fait spécial, plus ou moins riche suivant les circonstances en acide malique, il ne faut point s'étonner que l'attention des physiologistes ait été portée de bonne heure vers l'étude des échanges gazeux de ces plantes.

Étant donnée la teneur si variable de ces végétaux en acides organiques, le rapport $\frac{CO^2}{O}$, par lequel on a l'habitude de représenter la respiration, ne subit-il pas, lui aussi, des oscillations profondes ? L'intensité respiratoire suit-elle les lois générales constatées chez les végétaux ordinaires? Est-il possible, par l'étude des échanges gazeux, d'expliquer la répartition particulière de l'acidité observée le matin ? Tout autant de questions intéressantes à résoudre, et sur lesquelles je m'étendrai maintenant.

Les recherches de de Saussure, Dehérain, Moissan, Maquenne, Berthelot, Mayer, Detmer, Aubert, Gerber, etc., ont déjà établi que le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ s'écarte quelquefois de l'unité, chez certains végétaux; les plantes grasses, en particulier, auraient, la nuit, un rapport $\frac{CO^2}{O}$ plus petit que 1.

J'ai eu l'occasion de vérifier ce fait un très grand nombre de fois. Je le traduis, en d'autres termes, de la façon suivante : Pendant la nuit, la quantité d'oxygène absorbée par la plante est supérieure à celle qui se trouve dans CO^2 expiré ; une certaine portion est fixée sur les hydrates de carbone assimilés pendant le jour ; il y a corrélativement production d'acide malique, lequel ne représente, en somme, qu'un terme intermédiaire d'oxydation. Plus cette oxydation est complète, plus il se dégage de l'anhydride carbonique par rapport à l'oxygène absorbé, plus le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ se rapproche de l'unité, et plus la proportion d'acide malique produit est faible.

Fait digne d'intérêt, cette manière de voir permet d'ex-

pliquer d'une façon rationnelle la *répartition* des acides organiques libres et demi-combinés, dans les Crassulacées. J'ai déjà dit que la proportion de ces acides déterminée de grand matin, dans des rosettes de *Sempervivum* ou d'*Echeveria*, est faible dans les feuilles centrales et plus forte dans les feuilles adultes.

Or, si on mesure le rapport $\frac{CO^2}{O}$ d'une série de feuilles, détachées en allant du centre de la rosette vers la périphérie, et placées pendant une nuit à l'obscurité, on observe que ce quotient va en décroissant des feuilles les plus jeunes vers les feuilles périphériques. Voisin de l'unité pour les feuilles centrales (où la fixation d'oxygène, et par suite la production de l'acide malique sont faibles), il possède une très petite valeur pour les feuilles adultes (dans lesquelles la fixation d'une forte quantité d'oxygène amène la formation d'une grande proportion d'acide malique).

J'ajouterai que l'intensité respiratoire présente encore une relation intéressante. Mesurée par la quantité de CO^2 expiré ou par la proportion d'O absorbé par gramme de plante et par heure, elle est bien supérieure pour les feuilles centrales que pour les feuilles périphériques.

Le tableau suivant résume tous ces résultats ; les expériences qui y sont insérées ont été effectuées les 5, 6 et 7 juin 1902.

NOM DE LA PLANTE.	ORDRE des feuilles.	TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	POIDS des feuilles.	CO^2 dégagé par gram. et par h. (en mill.c.).	O absorbé par gram. et par h. (en mill.c.).	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE par gram. frais (en milligr.) la veille.	le lendemain matin
Sempervivum tectorum.	3	18°	13 h.	0,322	82,2	150,5	0,54	3,2	4,0
	5	Id.	Id.	0,592	32,4	61,7	0,52	3,4	5,3
	7	Id.	Id.	0,928	16,5	57,6	0,28	3,3	6,8
	9	Id.	Id.	2,009	7,8	49,2	0,16	3,6	7,9
	11	Id.	Id.	1,670	4,6	58,4	0,08	3,6	8,7
cheveria glauca.	3	18°	13 h.	0,200	347,9	354,1	0.98	2,5	2,6
	5	Id.	Id.	0,461	142,3	183,0	0,77	2,0	3,0
	7	Id.	Id.	1,522	62,4	86,9	0,72	2,0	3,0
	9	Id.	Id.	2,920	44,5	62,7	0,71	1,4	3,0
	11	Id.	Id.	6,475	18,6	45,5	0,40	1,2	2,9

Il y a donc un rapport étroit, une corrélation intime, entre la production nocturne de l'acide malique chez les Crassulacées, et la respiration particulière de ces plantes.

Mais l'étude des échanges gazeux rend également compte de la faible production d'acide malique lorsque l'expérience est effectuée à une température élevée.

Sans entrer ici dans les discussions qui ont eu lieu entre MM. Bonnier et Mangin d'une part, MM. Dehérain et Maquenne d'autre part, au sujet de l'influence de la température sur les valeurs de $\frac{CO^2}{O}$, pour les plantes ordinaires, je dois signaler les variations considérables subies par ce quotient respiratoire, dans les plantes grasses soumises à des températures différentes. *Ce quotient varie dans le même sens que la température.*

M. Aubert (1) signale bien que les valeurs nocturnes de $\frac{CO^2}{O}$, à diverses températures, sont « variables chez toutes les plantes grasses à carnosité un peu accentuée ». Mais il

(1) *Loc. cit.*, p. 38, 2e partie.

faut ajouter, et c'est là une remarque importante, que cette variation de température influe sur la production de l'acide malique, lequel se forme en quantité d'autant moindre que la température est plus élevée, e t partant $\frac{CO^2}{O}$ également plus fort.

En outre, ainsi que dans les végétaux ordinaires, l'intensité respiratoire augmente avec la température.

Le tableau suivant a été dressé en relevant les expériences effectuées à des températures différentes, sur des feuilles de Crassulacée tout à fait comparables, du 26 juin au 1[er] juillet 1902.

NOM DE LA PLANTE.		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	CO^2 absorbé par gramme et par heure (en mill. cubes).	O absorbé par gramme et par heure (en mill. cubes).	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE en milligrammes — la veille.	ACIDE MALIQUE en milligrammes — le lendemain matin.
Sempervivum tectorum.	I.	17°	15 h.	22,7	169,0	0,13	2,5	5,2
		25°	Id.	41,6	192,7	0,21	2,5	4,8
	II.	18°	12 1/2	24,5	62,1	0,39	2,1	3,4
		34°	Id.	120,7	127,6	0,94	2,1	2,5
Echeveria glauca.	I.	18°	14 h.	20,2	43,4	0,46	1,4	3,6
		25°	Id.	33,2	59,4	0,55	1,4	3,3
	II.	18°	14 h.	22,6	46,2	0,48	1,4	3,0
		25°	Id.	34,3	55,3	0,62	1,4	2,8

Il résulte donc de la comparaison entre la respiration nocturne des Crassulacées et la formation de l'acide malique, les faits suivants :

1° *Le quotient respiratoire* $\frac{CO^2}{O}$ *est, la nuit, plus petit que l'unité* (*conclusion déjà énoncée par divers auteurs*), *et cela, même à la température de 30-34°.*

2° $\frac{CO^2}{O}$ *prend des valeurs de plus en plus faibles, à mesure*

que l'on s'adresse à des feuilles qui fabriquent une plus grande quantité d'acide malique; et ce fait permet d'expliquer, très nettement, la répartition de l'acidité dans les diverses feuilles d'une même plante; plus le quotient respiratoire s'écarte au-dessous de l'unité, plus il se forme d'acide organique.

3° *Le rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *varie avec la température dans des proportions très larges. Il augmente à mesure que la température devient plus élevée et qu'il se forme, par suite, une moins grande quantité d'acide malique.*

4° *L'intensité respiratoire décroît à mesure que l'on considère des feuilles allant des plus jeunes aux adultes; pour des feuilles comparables, elle augmente avec la température.*

d. **Influence des anesthésiques sur la formation des acides.** — Les curieuses relations qui viennent d'être étudiées entre la formation des acides et la respiration, rendent bien compte du mécanisme chimique qui se produit dans l'acidification nocturne d'une Crassulacée.

Mais ne faut-il voir là qu'un simple phénomème d'oxydation des hydrates de carbone, indépendant de la faculté vitale? Ou bien, comme l'a indiqué Warburg (1), à propos de la désacidification, la formation des acides pendant la nuit n'est-elle pas, elle aussi, intimement liée à la vie cellulaire, au lieu d'être un phénomène purement chimique?

Pour résoudre ce problème, j'ai institué quelques expériences à l'aide des anesthésiques.

Claude Bernard (2) a indiqué que les anesthésiques tels que l'éther, le chloroforme, jouissent de la « faculté de suspendre l'activité du protoplasma de quelque nature qu'elle soit et de quelque manière qu'elle se manifeste ».

De là, continue le savant physiologiste, « un moyen extrêmement précieux de discerner dans les manifestations de l'être vivant, ce qui est *vital* de ce qui ne l'est pas ». Or, toujours d'après le même auteur, la respiration « n'est pas

(1) D'après *Ann. agron.*, t. XII, p. 272.
(2) *Les phénomènes de la vie*, t. I, p. 253.

un phénomène vital, mais de nature purement chimique ».

Par suite, si la formation des acides organiques est un phénomène de synthèse vitale, elle ne doit pas se produire lorsqu'on fait agir sur la plante des vapeurs anesthésiques d'éther ou de chloroforme.

C'est ce qui est confirmé par l'observation : un *Sempervivum* ou un *Echeveria*, dans ces conditions, ne produit pas d'acide malique, pendant la nuit (1).

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes). Mise en expérience.	Air + chloroforme.	Air + éther.	Air sous cloche.
Sempervivum tectorum.	4-5 mai 1902....	4,2	4,0	»	9,2
	5-6 —	4,3	4,4	»	8,7
	15-16 —	6,4	»	6,3	9,9
	6-7 octobre	2,1	»	2,2	3.5
	— — .	2,1	»	2,1	3,5
Echeveria glauca.	15-16 mai......	4,6	»	4,3	5,6

L'anesthésique n'a point supprimé ici l'acte respiratoire, bien que cela arrive quelquefois chez certaines plantes, ainsi que l'a constaté M. Lauren (2).

L'étude des échanges gazeux, en effet, montre constamment une proportion d'acide carbonique émis à peu près analogue à celle que l'on constate en opérant dans l'air ordinaire, non chargé de vapeurs anesthésiques, et une quantité d'oxygène absorbé sensiblement équivalente (3).

(1) Il est préférable, dans ces expériences, d'employer l'éther au lieu du chloroforme. Ce dernier a une action beaucoup plus violente, qui altère rapidement les tissus ; la feuille présente le lendemain des taches noirâtres plus ou moins étendues, ce qui n'a pas lieu avec une dose modérée d'éther.

(2) Lauren, *Akad. Dissertation*. Helsingfors, 1891.

(3) J'ajouterai, comme détail opératoire, que l'analyse d'un mélange d'air et de vapeurs d'éther, par la méthode de MM. Bonnier et Mangin, est à peu près impossible à effectuer, par suite des oscillations constantes des volumes gazeux, sous l'influence des moindres variations de température ou de pression ; j'ai donc eu soin d'éliminer préalablement les valeurs anesthésiques, par agitation du gaz avec de l'acide sulfurique pur; après cette opération, l'analyse a pu être faite sans difficulté.

79e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. XVII. Nos 2, 3, 4.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — Nos 2, 3, et 4.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Avril 1903.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

Sempervivum tectorum.

		Mise en expérience.	Lendemain matin dans : Air + éther.	Air + chloroforme.	Air (sous cloche).
I.	Acide malique (en milligr.).	1,9	2,0	1,9	3,7
	CO^2 dégagé p. 100......	»	0,21	0,20	0,20
	O absorbé.............	»	0,26	0,20	0,42
II.	Acide malique (en milligr.).	3,1	3,2	3,2	4,1
	CO^2 dégagé p. 100......	»	0,20	»	0,21
	O absorbé p. 100.......	»	0,17	»	0,31
III.	Acide malique (en milligr.).	2,6	3,0	»	4,7
	CO^2 dégagé p. 100......	»	0,57	»	0,42
	O absorbé p. 100........	»	0,59	»	0,57

Il faut donc conclure de ces expériences qu'en *anesthésiant le protoplasma, au moyen de vapeurs d'éther ou de chloroforme, on annule, chez les Crassulacées, la production nocturne d'acide malique; celle-ci est intimement liée à l'activité protoplasmique.*

Il est certainement difficile de donner actuellement l'interprétation de ce fait expérimental. Je le signale cependant, en émettant l'idée que la fixation d'oxygène, et par suite la production d'acide malique, sont peut-être sous la dépendance d'actions diastasiques particulières, annihilées par les vapeurs d'éther ou de chloroforme?

Je me propose, d'ailleurs, de revenir plus tard, sur ce sujet.

e. **Destruction des acides organiques pendant le jour à l'obscurité. Échanges gazeux.** — Une Crassulacée, placée le jour à l'obscurité, perd peu à peu une certaine proportion de l'acide malique fabriqué pendant la nuit. Cette perte est variable suivant la température à laquelle est effectuée l'expérience. *Une température élevée favorise la désacidification diurne à l'obscurité.*

Ainsi, des feuilles de Crassulacée, aussi identiques que

possible, placées les unes à la température de 30°, les autres à 15°, présentent, au bout de sept à huit heures d'exposition à l'obscurité, une différence notable dans l'acidité.

NOM DE LA PLANTE.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS (en milligrammes). MISE en expérience.	T. A 15°.	T. A 30°.
Sempervivum tectorum	11,2	11,0	10,1
	11,0	8,3	8,1
	11,0	8,1	7,3
Echeveria glauca	7,5	7,2	5,5
	7,7	6,0	4,5

Qu'observe-t-on comme échange gazeux? Ici, les auteurs sont loin d'être d'accord. Tandis que M. Aubert n'admet pas, dans ces conditions, de quotient respiratoire supérieur à l'unité, MM. Warburg, Purjewicz, Mangin, Gerber, au contraire, indiquent que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ peut être au-dessus de 1; conformément aux travaux déjà anciens de MM. Dehérain, Moissan (1) et Maquenne (2), le volume d'oxygène absorbé serait, dans quelques cas, beaucoup plus petit que le volume d'acide carbonique émis.

Ces divergences d'opinion m'ont amené à instituer un certain nombre d'expériences sur les *Echeveria* et les *Sempervivum*; j'ai constaté que ces Crassulacées, placées le matin à l'obscurité, possèdent pendant le jour, à une température convenable, contrairement à la thèse soutenue par M. Aubert, un quotient $\frac{CO^2}{O}$ supérieur à l'unité.

La cause de cette constatation réside dans le fait que, parallèlement aux expériences de M. Mangin (3) sur les

(1) *Ann. des sciences naturelles, Bot.* (5), t. XIX, p. 321, 1874.
(2) *Ann. agr.*, t. XII, p. 145.
(3) *C. R.*, t. CIX, p. 716.

feuilles injectées d'acides organiques, à l'acide carbonique produit par la respiration normale, s'ajoute une certaine quantité de CO^2 provenant de la combustion de l'acide malique. Plus la teneur des feuilles en acide malique est grande au début de l'expérience, plus CO^2 produit est considérable, et partant, plus le quotient respiratoire s'écarte de l'unité.

Ces données ont été vérifiées en soumettant à l'obscurité des feuilles de Crassulacées, détachées le matin, et différemment riches en acide malique : le rapport $\frac{CO^2}{O}$, assez voisin de l'unité pour les feuilles centrales, s'élève de plus en plus, à mesure qu'on a mis en œuvre des feuilles plus chargées en acide organique.

Mais il y a plus : $\frac{CO^2}{O}$ change encore avec la température et ainsi s'explique la désacidification variable à des degrés thermométriques différents; il s'écarte d'autant plus de l'unité que la température est plus élevée. Cette proposition a son importance. En effet, les Crassulacées et les Mésembryanthémées peu charnues posséderaient, d'après M. Aubert (1), des valeurs de $\frac{CO^2}{O}$ indépendantes de la température et toujours inférieures à l'unité. Mais déjà les travaux de M. Gerber, sur les fruits acides, nous mettent en garde contre cette opposition formelle avec tant de recherches antérieures. Je viens de prouver que ce rapport était le plus souvent supérieur à 1 ; des expériences nombreuses m'ont également démontré qu'il variait avec la température et même, le plus souvent, dans de grandes proportions : plus la température est élevée, plus le quotient respiratoire est grand, et plus la décomposition de l'acide malique est manifeste.

Tout cela ressort d'expériences faites à la fin de juin et au

(1) *Loc. cit.*, 2e partie, p. 37.

début de juillet 1902; elles sont relatées dans le tableau suivant :

NOM de la plante.		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	POIDS des feuilles.	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE (en milligr.). Matin.	Soir.
		degrés	heures	grammes			
Sempervivum tectorum (1).	I.	27	9	0,978	1,08	5,4	4,4
		27	9	1,535	1,16	6,2	4,3
		27	9	1,580	1,19	5,8	3,8
	II.	27	9	1,698	1,02	5,1	4,5
		37	9	1,780	1,23	5,1	3,6
	III.	27	9	1,615	1,07	6,4	5,6
		37	9	1,740	1,37	6,4	5,3
	IV.	27	9	2,328	1,06	6,3	5,2
		37	9	2,435	2,39	6,3	3,7
Echeveria glauca.		18	8,5	1,438	0,98	7,0	6,9
		18	8,5	1,757	1,45	7,5	5,7

(1) Un certain nombre de feuilles soumises pendant le jour à l'obscurité à 37° ont été placées, la nuit, à la température du laboratoire, c'est-à-dire à 26°; leur titre acidimétrique s'est élevé de 3,6 (au moment de la sortie de l'étuve à 37°) à 4,8 (le lendemain); le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ a été, pendant ce temps, 0,89. Ces résultats montrent qu'à la température de 37° les feuilles de *Sempervivum* n'avaient pas été altérées.

Cette étude sur la respiration à l'obscurité, pendant le jour, de feuilles de Crassulacées riches en acide malique, nous permet de conclure que :

1° *Le quotient respiratoire est supérieur à l'unité, à une température convenable.*

2 *Le rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *prend des valeurs de plus en plus grandes à mesure que l'on examine des feuilles perdant une plus forte proportion d'acide malique.*

3° *A mesure que la température s'élève,* $\frac{CO^2}{O}$ *augmente et la désacidification est plus intense.*

f. **Destruction des acides organiques à la lumière. Échanges gazeux.** — L'influence de la respiration sur la désacidification n'est pas suffisante pour expliquer la perte en acide malique libre subie par une Crassulacée *exposée à la lumière*. En effet, des feuilles tout à fait comparables, placées à 15° et à 30°, les unes à l'obscurité, les autres à la lumière diffuse assez intense, présentent au bout du même temps une différence d'acidité, au bénéfice des feuilles soumises à l'obscurité.

NOM DE LA PLANTE.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS (en milligrammes).			
	Obscurité 15°.	Lumière 15°.	Obscurité 30°.	Lumière 30°.
Sempervivum tectorum	11,1	8,9	8,4	7,2
	»	»	8,8	8,5
Echeveria glauca	7,2	4,5	4,5	4,0
	6,0	4,2	5,0	4.0

L'action chlorophyllienne paraît donc intervenir dans la forte diminution des acides organiques, à la lumière.

Mais il importe d'examiner très attentivement ce qui se passe comme échange gazeux.

MM. Mayer, Aubert, Gerber ont signalé le fait curieux que l'atmosphère externe des plantes grasses exposées à la lumière s'enrichit, suivant les circonstances, tantôt en oxygène et en gaz carbonique, tantôt en oxygène seulement. Or, il faut rappeler que la comparaison de l'analyse du gaz final à celle du gaz initial n'exprime que la résultante de deux phénomènes concomitants : respiration et assimilation. Suivant la prédominance de l'un ou de l'autre, on observe, dans les Crassulacées, soit un dégagement d'anhydride carbonique et une absorption d'oxygène, soit un dégagement de CO^2 et d'O, soit enfin un simple dégagement d'oxygène.

Toutes ces données, pour une même température, sont régies par l'intensité de l'éclairement.

De sorte que, lorsque des feuilles de *Sempervivum tectorum* sont maintenues à la température de 20° à 25° :

1° Si la lumière diffuse est très faible, la respiration est très intense alors que l'assimilation se fait peu; la résultante indique un dégagement d'anhydride carbonique et une absorption d'oxygène;

2° Si la lumière diffuse devient un peu plus intense, l'assimilation se fait mieux; l'action chlorophyllienne décompose une plus grande partie des acides organiques, si bien que dans l'air final, au dégagement de CO^2 dû à la respiration, s'ajoute un dégagement d'oxygène provenant de cette action chlorophyllienne;

3° Enfin, si l'éclairement devient vif, l'anhydride carbonique, provenant de la respiration normale et de la destruction de l'acide malique, est décomposé en totalité; l'assimilation chlorophyllienne produit cette décomposition au sein même des tissus de la plante, et on constate seulement dans l'atmosphère ambiante un dégagement d'oxygène.

	TEMPÉRATURE.	CO^2 dégagé p. 100.	OXYGÈNE absorbé p. 100.	OXYGÈNE dégagé p. 100.
Lumière diffuse faible	23°	0,42	0,09	»
Lumière diffuse plus intense	25°	0,21	»	0,24
	25°	0,21	»	0,13
	25°	0,20	»	0,19
Lumière diffuse très intense et lumière directe pendant quelque temps	26°	»	»	0,49
	26°	»	»	0,50
	26°	»	»	0,60

En résumé, le fait général à retenir de toutes ces considérations est le suivant :

Pour une même température, les échanges gazeux sont variables et dépendent de l'intensité de l'éclairement.

Il me reste à envisager les échanges gazeux d'une série

de feuilles de Crassulacée, *différemment riches en acide malique*, et placées à une lumière intense dans une atmosphère confinée d'air ordinaire.

J'ai effectué quelques expériences dans ce sens; des feuilles de *Sempervivum tectorum*, détachées en suivant une ligne du centre à la périphérie de la rosette, ont été placées dans les conditions indiquées; l'analyse des gaz a été faite après quelques heures, et la respiration mesurée sur des feuilles semblables, maintenues pendant le même temps à l'obscurité.

En tenant compte (ce qui n'est naturellement qu'approché, ainsi que l'ont fait remarquer MM. Bonnier et Mangin) que la respiration à la lumière est la même qu'à l'obscurité, il est facile de calculer le rapport $\frac{O}{C}$ indiqué comme expression de l'assimilation chlorophyllienne. On trouve ainsi, pour ce rapport, des nombres qui vont en augmentant, à mesure que l'on s'adresse à des feuilles perdant une plus forte quantité d'acide malique.

Ainsi :

NUMÉRO d'ordre des feuilles.		CO^2 dégagé p. 100 à l'obscurité.	O absorbé p. 100 à l'obscurité.	O dégagé p. 100 à la lumière.	$\frac{O}{C}$	ACIDE MALIQUE par gramme frais (en milligr.)		
						Mise en expérience.	Obscurité.	Lumière.
I.	3	0,30	0,24	0,15	1.30	4,7	4,1	3,8
	5	0,64	0,53	0,34	1.36	6,7	5,7	3,4
	7	0,32	0,27	0.35	1,93	5,9	5,2	2,6
II.	2	0,2	0,15	0,15	1,50	3,3	3,2	3,0
	4	0.3	0,23	0,36	1,90	4,7	3,8	3,4
	6	0,4	0,30	0,46	1,85	5,9	3,7	3,0
	8	0,4	0,30	0,49	1,92	5,9	4,4	2,5

Donc, chez les Crassulacées :

L'assimilation chlorophyllienne, représentée par le rapport $\frac{O}{C}$, *croît en allant des feuilles jeunes aux feuilles adultes.*

Cette conclusion a son importance, en ce qu'elle contribue largement à me permettre d'expliquer pourquoi la répartition de l'acide malique dans les diverses feuilles d'une Crassulacée est, ainsi que je l'ai indiqué précédemment, de sens diamétralement opposé le soir au matin.

En effet, de ce qui précède, la destruction de l'acide malique *pendant le jour, à la lumière*, paraît tenir à deux causes essentielles :

1° A ce que le quotient respiratoire diurne $\frac{CO^2}{O}$ croît des feuilles centrales aux feuilles périphériques, dès lors la décomposition de l'acide malique est plus grande chez celles-ci que chez celles-là ;

2° A ce que les feuilles centrales, plus ou moins imbriquées les unes sur les autres et moins exposées à la lumière que les feuilles environnantes, ont, par suite, une activité chlorophyllienne moins considérable ; d'ailleurs, même lorsque toutes les feuilles sont également éclairées, l'action chlorophyllienne est beaucoup plus forte chez les feuilles adultes, précisément chez les feuilles qui perdent le plus d'acide malique.

Ces deux ordres d'idées permettent donc de concevoir la désacidification variable des feuilles d'une Crassulacée à la lumière (faible dans les régions centrales, et forte dans les régions périphériques).

Ce n'est pas tout. Nous avons vu précédemment l'assimilation chlorophyllienne influer sur la formation des acides, et le rapport nocturne $\frac{CO^2}{O}$ diminuer, à mesure que l'acide malique est produit en plus grande quantité ; or ces mêmes feuilles adultes, qui ont le mieux assimilé pendant le jour, sont également celles qui possèdent le plus petit rapport $\frac{CO^2}{O}$ pendant la nuit et qui fabriquent le plus d'acide malique.

Ainsi s'explique donc rationnellement la répartition dif-

férente et opposée de l'acidité constatée le matin et le soir, dans une série de feuilles d'une Crassulacée.

La conclusion générale à tirer de cette étude est que, *chez les Crassulacées, la désacidification à la lumière est soumise à l'influence de deux fonctions générales de la plante : la fonction respiratoire et la fonction chlorophyllienne. Celle-ci s'exerce surtout en assimilant le carbone de* CO^2 *provenant de la destruction de l'acide malique.* Mais il importait cependant de confirmer ce résultat, et, dans ce but, j'ai examiné l'action des anesthésiques sur la disparition partielle de l'acidité chez les Crassulacées.

g. **Influence des anesthésiques sur la destruction des acides.** — Depuis Claude Bernard, nous savons qu'une plante exposée à la lumière, sous une cloche, dans un air moyennement riche en CO^2 (5 à 15 p. 100 environ), n'assimile pas du carbone, si on a soin de placer à côté d'elle une éponge humide, imprégnée d'éther ou de chloroforme ; le végétal respire, mais la chlorophylle est anesthésiée et ne décompose plus l'acide carbonique ; c'est là une réaction qui a été maintes fois utilisée par MM. Bonnier et Mangin pour la séparation des deux phénomènes respiratoire et assimilateur. J'ai pensé, *a priori*, que si l'énergie chlorophyllienne intervient d'une façon quelconque dans la décomposition de l'acide malique, la suppression de cette énergie, par les vapeurs anesthésiques, doit amener une perturbation considérable dans la diminution de l'acidité.

L'expérience a pleinement confirmé ces prévisions. Des feuilles très comparables de Crassulacée ont été analysées les unes le matin, avant d'être mises en expérience, les autres le soir, après avoir reçu une lumière assez intense, plongées soit dans l'air seul, soit dans l'air mélangé de vapeurs anesthésiques.

Voici les résultats fournis par ces observations :

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	ACIDE MALIQUE par gramme frais (en milligrammes.)			
		Mise en expérience.	Air + éther.	Air + chloroforme.	Air sous cloche.
Sempervivum tectorum.	6 mai 1902	9,5	»	8,7	4,1
		9,3	»	8,4	3,3
	15 —	9,3	8,7	»	4,9
	1er septembre ...	7,2	»	6,8	4,9
	3 —	4,7	4,7	»	3,7
Echeveria glauca.	15 mai 1902......	8,0	7,9	»	6,4

Il suit de là qu'*en supprimant l'énergie chlorophyllienne, les vapeurs d'éther ou de chloroforme gênent considérablement la désacidification pendant le jour, à la lumière*; ainsi il me paraît définitivement établi que *la perte partielle de l'acide malique, chez les Crassulacées, exposées à la lumière, est due non seulement à la respiration, mais encore à l'action chlorophyllienne.*

V. — INFLUENCE DU SECTIONNEMENT SUR L'ACIDITÉ.

M. Stich (1) a étudié avec soin l'influence des blessures sur la respiration des plantes ordinaires. Il a remarqué qu'un organe, coupé en tranches transversales ou longitudinales, respire plus activement qu'un organe analogue conservé intact, et que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est très sensiblement affaibli.

D'autre part, M. Richard (2), tout en constatant cette

(1) Stich, *Die Athmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen* (Flora, janvier 1891).

(2) Richard, *Ueber die Steigerung der Athmung und der Wärmeproduction nach Verletzung lebensthätiger Pflanzen* (*Berichte der mathem.-phys. Klasse der König. Sachs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Sitzung vom.* 27 Juli 1896.

augmentation de l'intensité respiratoire, n'a pas admis de changement dans le quotient $\frac{CO^2}{O}$.

De son côté, M. Gerber (1) a démontré que la section d'une pomme contenant des acides provoque, au début, une « augmentation considérable de l'intensité des échanges gazeux et du quotient respiratoire ». Les fruits acides, sous l'influence du sectionnement, se comporteraient donc autrement que les plantes ordinaires, au point de vue des variations du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

J'ai pensé, *a priori*, que le sectionnement devait également produire, dans les plantes grasses, des variations dans les échanges gazeux, se traduisant par des changements dans l'intensité respiratoire, dans le rapport $\frac{CO^2}{O}$, et se répercutant sur la teneur en acide malique. Ces recherches avaient d'ailleurs leur importance, on verra bientôt pourquoi.

L'observation a confirmé mes prévisions; les nombres obtenus comparativement, avec des feuilles entières et des feuilles sectionnées, ont continuellement été différents.

Examinons de plus près cette influence de la section sur des feuilles de Crassulacées, soit la nuit, soit le jour, à l'obscurité, soit enfin le jour, à la lumière.

a. **Influence du sectionnement sur l'acidification. Échanges gazeux.** — Des feuilles de *Sempervivum* ou d'*Echeveria*, coupées en tranches longitudinales ou transversales, ont une intensité respiratoire plus forte que des feuilles entières; de plus, comme pour les pommes acides, le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est considérablement augmenté. Ce n'est pas tout; j'ai déjà signalé que dans les diverses

(1) *Loc. cit.*, p. 73.

feuilles d'un pied de Crassulacée, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est d'autant plus petit qu'il se forme une plus grande quantité d'acide malique; l'accroissement de ce rapport, sous l'action des blessures, amène naturellement, par suite d'une plus faible fixation d'oxygène, une formation moindre d'acide organique pendant la nuit.

Le tableau suivant rend compte de ces observations; les expériences ont été faites en juin 1902, avec des feuilles entières et sectionnées, de grosseur et de grandeur tout à fait comparables deux à deux :

	Température.	Durée de l'expérience.	CO^2 dégagé par gram. et par h. (en mill.c.).	O absorbé par gram. et par h. (en mill.c.).	$\frac{CO^2}{O}$	Acide malique par gramme frais (en milligr.). Mise en expérience.	Lendemain matin.
1° Sempervivum tectorum.							
I. Feuille entière	15°	12 h.	12,1	18,3	0,65	6,2	8,1
I. — sectionnée	Id.	Id.	22,0	28,4	0,77	6,2	7,7
II. Feuille entière	15°	15 h.	14,9	64,2	0,23	3,2	4,8
II. — sectionnée	Id.	Id.	45,2	74,9	0,60	3,2	4,4
III. Feuille entière	15°	14 h.	24,4	46,0	0,53	5,7	7,9
III. — sectionnée	Id.	Id.	44,4	55,8	0,72	5,7	6,1
IV. Feuille entière	15°	14 h.	3,5	26,0	0,13	5,7	9,5
IV. — sectionnée	Id.	Id.	7,3	38,3	0,19	5,7	8,8
2° Echeveria glauca.							
I. Feuille entière	16°	14 h.	72,8	109,8	0,66	2,5	4,4
I. — sectionnée	Id.	Id.	93,0	120,2	0,77	2,5	3,9
II. Feuille entière	16°	14 h.	27,2	58,1	0,46	2,4	4,7
II. — sectionnée	Id.	Id.	30,5	59,6	0,51	2,4	4,1

Ces faits présentent un intérêt tout spécial, en ce qu'ils me permettent d'expliquer un point de détail observé maintes fois dans mes recherches. Les expériences sur la formation des acides ont été effectuées en opérant sur des feuilles détachées le soir, d'un pied de *Sempervivum*

ou d'*Echeveria*. Or, j'ai remarqué que ces feuilles *détachées*, mises à l'obscurité, sous cloches ou à l'air libre, pendant une nuit, forment une quantité d'acide malique inférieure à celle produite par des feuilles semblables restées sur la plante mère (celle-ci se trouvant, bien entendu, dans les mêmes conditions de température) :

Nom de la plante.	Date.	Acide malique par gramme frais. Mise en expérience. milligr.	Air (sous cloche). milligr.	Plante-mère. milligr.
Sempervivum tectorum.	27-28 mars 1902	3,1	4,3	5,3
	29-30 —	2,1	6,1	6,8
	18-19 avril	1,3	4,3	5,5
	30 avril-1er mai	4,5	6,0	7,6
	1er-2 mai	3,7	4,8	6,4
Echeveria glauca.	19-20 mars 1902	2,1	4,3	4,9
	22-23 —	2,5	6,0	8,5

Ces constatations qui, au premier abord, m'avaient surpris, trouvent précisément leur explication dans l'influence du sectionnement. Les feuilles de *Sempervivum tectorum* et d'*Echeveria glauca* sont insérées par une large surface sur une tige courte ; on produit dès lors, lorsqu'on les détache, une blessure très étendue ; en vertu de ce qui vient d'être dit, la respiration change aussitôt ; elle devient plus intense ; le rapport $\frac{CO^2}{O}$ augmente, et par suite l'acide malique est produit en plus petite quantité.

J'ai vérifié cette interprétation en comparant entre elles des expériences effectuées avec des rosettes entières de *Sempervivum*, et des rosettes semblables dont j'avais préalablement séparé avec précaution les diverses feuilles, de la tige ; dans ce dernier cas, j'ai observé l'intensité respiratoire et le rapport $\frac{CO^2}{O}$ supérieurs à ceux du premier, et, corrélativement, une formation moindre d'acide organique.

La section d'une Crassulacée provoque donc, pendant la nuit :

1° *L'augmentation de l'intensité respiratoire;*

2° *L'augmentation du rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *qui tend ainsi à se rapprocher de l'unité ;*

3° *La formation moindre d'acide malique.*

b. **Influence du sectionnement sur la désacidification à l'obscurité. Échanges gazeux.** — On a déjà vu qu'une feuille de Crassulacée placée le matin à l'obscurité, perd une petite quantité d'acide malique pendant une journée, et possède pendant ce temps, à une température convenable, un quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ plus grand que 1.

Les blessures faites à cette feuille amènent une accentuation dans ces phénomènes. C'est ce que le tableau suivant met en relief, par le relevé des expériences faites en septembre 1902, avec des feuilles de *Sempervivum tectorum*.

		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	CO^2 dégagé par gram. et par h. (en mill.c.).	O absorbé par gram. et par h. (en mill.c.).	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE (en milligrammes). Mise en expérience.	Après.
	Feuille entière........	22°	7 h.	25,4	20,5	1,23	4,9	4,8
	— sectionnée....	Id.	Id.	100,4	76,3	1,31	Id.	4,3
I	Feuille entière........	24°	8 h.	63,0	54,0	1,17	5,5	5,3
	— sectionnée....	Id.	Id.	182,6	75,5	2,41	Id.	5,0
III.	Feuille entière........	22°	8 h.	111,4	73,7	1,51	5,3	5,2
	— sectionnée....	Id.	Id.	190,5	96,1	1,98	Id.	4,6

Il résulte de ces chiffres que le sectionnement d'une Crassulacée, placée le jour dans l'air et à l'obscurité, produit :

1° *L'accroissement considérable de l'intensité respiratoire.*

2° *L'augmentation du rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *qui s'écarte de plus en plus de l'unité.*

3° *La diminution plus manifeste de l'acide malique.*

c. **Influence du sectionnement sur la désacidification à la lumière. Échanges gazeux.** — Que se passe-t-il lorsque les feuilles sectionnées sont placées le jour à la lumière ? Ici les phénomènes sont un peu plus difficiles à interpréter.

Une feuille de *Sempervivum* détachée le matin de sa rosette, et placée dans l'air, sous cloche, perd dans la journée une certaine quantité d'acide malique, en dégageant de l'oxygène et quelquefois un peu d'anhydride carbonique. Je me suis assez longuement étendu ailleurs sur cette question.

Les faits sont bien du même ordre lorsque la feuille est sectionnée ; mais ici, la respiration acquiert une intensité plus grande, et dès lors, l'atmosphère finale renferme une quantité très appréciable d'acide carbonique, quantité beaucoup plus forte que lorsque la feuille est entière ; ce gaz final est en outre moins riche en oxygène, dans le cas de la feuille sectionnée.

Quelle est la cause de ces échanges gazeux spéciaux ? On peut admettre que dans les deux expériences, l'assimilation chlorophyllienne se produit à peu près de la même façon, alors qu'il n'en est pas de même pour la respiration. C'est la prédominance de celle-ci sur celle-là, dans les feuilles blessées, qui permet de constater un dégagement très sensible de CO^2, et une proportion centésimale d'O légèrement inférieure à celle qui se trouve dans l'air entourant les feuilles intactes.

Enfin, l'acide malique diminue dans les deux cas, mais plus nettement dans les feuilles sectionnées.

Voici les résultats obtenus en septembre 1902 avec le *Sempervivum tectorum:*

		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	OXYGÈNE p. 100.		CO^2 p. 100.		ACIDE MALIQUE.	
				Avant.	Après.	Avant.	Après.	Avant.	Après.
		Degrés.	Heures.					milligr.	milligr.
I.	Feuille entière.	24	7 1/2	20,77	20,74	0,00	0,20	5,3	4,4
	— sectionnée.	24	7 1/2	20,77	20,69	»	0,31	5,3	3,5
II.	Feuille entière.	24	7 1/2	20,77	20,82	»	0,20	5,3	4,4
	— sectionnée.	24	7 1/2	20,77	20,54	»	0,42	5,3	3,6
III.	Feuille entière.	26	6	20,79	20,95	»	0,20	4,1	2,4
	— sectionnée.	26	6	20,79	20,82	»	0,31	4,1	2,3
IV.	Feuille entière.	26	7	20,79	21,11	»	0,10	4,1	2,2
	— sectionnée.	26	7	20,79	20,70	»	0,31	4,1	2,1
V.	Feuille entière.	25	7	20,74	20,79	»	»	4,0	3,4
	— sectionnée.	25	7	20,74	20,73	»	0,10	4,0	3,3
VI.	Feuille entière.	25	8	20,74	20,93	»	»	4,0	3,4
	— sectionnée.	25	8	20,74	20,87	»	0,10	4,0	3,2
VII.	Feuille entière.	24	7	20,79	20,98	»	»	5,1	3,8
	— sectionnée.	24	7	20,79	20,67	»	0,41	5,1	3,6
VIII.	Feuille entière.	24	7	20,79	21,18	»	»	5,1	»
	— sectionnèe.	24	7	20,79	20,78	»	0,31	5,1	»

A la lumière, le sectionnement d'une feuille de Crassulacée permet donc de constater, par comparaison avec une feuille non sectionnée :

1° *Un dégagement plus sensible d'acide carbonique ;*

2° *Une proportion moins forte d'oxygène dans le gaz ambiant final ;*

3° *Une légère accentuation dans la disparition partielle de l'acide malique.*

VI. — INFLUENCE DU MILIEU GAZEUX EXTÉRIEUR SUR L'ACIDITÉ.

Après avoir passé en revue et interprété, dans les chapitres précédents, un certain nombre de faits relatifs à la répartition, à la production et à la destruction des acides

organiques, chez les Crassulacées, dans des conditions atmosphériques que l'on peut considérer comme normales, j'ai pensé qu'il pouvait être de quelque intérêt d'étudier, sur cette acidité, l'influence de milieux gazeux extérieurs variés. La question est délicate et complexe. Nous changeons ici le mode de vie du végétal ; il faut s'attendre à ce que le travail cellulaire soit aussi influencé. Quelle sera la répercussion de ce nouveau milieu sur l'acidité ? C'est ce que je me suis proposé de déterminer.

Mais, à mon avis, les résultats fournis par l'étude de l'acidification ou de la désacidification ne devaient point suffire; il fallait déterminer les changements produits dans cette atmosphère extérieure artificielle, par le séjour plus ou moins prolongé du végétal, et essayer d'interpréter les chiffres obtenus.

Des expériences préliminaires ont donc été d'abord effectuées, dans bien des cas, en mélangeant approximativement une certaine quantité de gaz donné, à un volume connu d'air ; elles m'ont fourni des renseignements préalables sur les variations de l'acidité subies par la plante. Des résultats plus précis ont été ensuite obtenus, par les analyses des gaz initiaux et finaux, et ont ainsi complété les premiers essais.

J'ajouterai que, dans chaque série d'expériences, les comparaisons ont été faites entre des feuilles détachées du même pied, possédant, à quelques milligrammes près, le même poids, les unes plongées dans les gaz étudiés (hydrogène, oxygène, azote, anhydride carbonique, oxyde de carbone), les autres dans l'air atmosphérique, toutes conditions d'éclairement, de température et de volume gazeux étant identiques.

L'étude de l'action de chaque gaz sera respectivement faite, comme précédemment pour l'air ordinaire, à trois points de vue différents :

a) Influence sur l'acidification;

b) Influence sur la désacidification à l'obscurité ;

c) Influence sur la désacidification à la lumière.

a. **Influence sur l'acidification. Échanges gazeux.** — 1° *Hydrogène.* — Il est hors de doute que les plantes possèdent une respiration dite intramoléculaire ; l'oxygène nécessaire à cette respiration est fourni soit par les éléments constituants de la cellule, soit par l'air dissous dans le suc cellulaire, les plantes renfermant une atmosphère interne que bon nombre de travaux nous ont appris à ne pas négliger.

Ceci étant posé, et, d'autre part, les acides organiques devant être considérés comme des produits de combustions incomplètes, on peut penser que dans l'hydrogène pur, les Crassulacées, grâce à leur respiration intramoléculaire, forment, la nuit, une certaine quantité d'acide malique.

Le fait mérite cependant d'être étudié avec soin. Quelques auteurs, comme Mayer (1), admettent, en effet, cette formation ; d'autres, tels que Warburg (2), la contestent.

Or, il résulte d'expériences effectuées de mars à août 1902, que, grâce à cette respiration particulière, il se forme, pendant la nuit, une certaine quantité d'acide malique chez des *Sempervivum tectorum* ou des *Echeveria glauca* plongés dans de l'hydrogène pur :

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS		
		Mise en expérience.	Hydrogène.	Air (sous cloche).
		milligr.	milligr.	milligr.
Sempervivum tectorum.	29-30 mars 1902	2,1	4,1	6,1
	15-16 mai	3,0	7,6	8,1
	16-17 —	2,5	5,6	8,0
	14-15 juillet	1,3	3,4	3,8
	20-21 août	1,8	2,5	2,9
Echeveria glauca.	23-24 mars 1902	2,5	5,7	6,0
	25-26 —	1,8	2,8	4,0
	29-30 —	2,2	3,6	6,1

Comme Mayer l'a indiqué, la production d'acide malique,

(1) Mayer, *loc. cit.*
(2) Warburg, d'après *Ann. agr.*, t. XII, p. 272.

chez les Crassulacées, se fait même en l'absence d'oxygène extérieur, dans une atmosphère d'hydrogène pur. Il faut remarquer toutefois, que la proportion formée, dans ces conditions, est constamment inférieure à celle qui se produit chez une feuille comparable, placée dans l'air ordinaire.

J'ajouterai que les analyses du gaz initial et final indiquent de faibles variations. Dans l'hydrogène pur, on observe quelquefois un dégagement extrêmement faible d'anhydride carbonique ; si l'hydrogène est mélangé d'une certaine quantité d'air, la respiration n'est plus uniquement intramoléculaire ; l'oxygène de l'air extérieur est partiellement absorbé ; il se dégage de l'anhydride carbonique en quantité appréciable, et le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est plus petit que l'unité, comme dans le cas où la plante respire dans l'air ordinaire. Voici les expériences faites avec des *Sempervivum tectorum* en juillet-août 1902.

		Température.	Mise en expérience (soir).	Lendemain matin dans hydrogène p. 100					
				100,00.	89,86.	78,49.	66,14.	43,77.	0,00. Air sous cloche.
		Degrés.							
I.	Acide malique (en milligrammes).	25	1,3	3,4	»	»	»	»	3,8
	CO^2 dégagé p. 100.	»	»	»	»	»	»	»	0,30
	O absorbé p. 100..	»	»	»	»	»	»	»	1,24
	$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	»	»	»	»	0,24
II.	Acide malique (en milligrammes)..	25	1,8	2,5	3,6	3,7	3,6	3,6	4,0
	CO^2 dégagé p. 100.	»	»	0,10	0,52	0,52	0,32	0,41	0,41
	O absorbé p. 100..	»	»	»	0,65	0,58	0,52	0,48	0,75
	$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	0,80	0,89	0,61	0,85	0,54

A. *Une Crassulacée placée, la nuit, dans du gaz hydrogène pur, fabrique néanmoins, grâce à son atmosphère interne, une certaine quantité d'acide malique.*

B. *Lorsque le gaz hydrogène est mélangé d'une proportion*

plus ou moins grande d'air, on observe un quotient $\frac{CO^2}{O} < 1$.

C. *La quantité d'acide malique produit est, dans ces conditions, légèrement inférieure à celle qui se forme dans l'air atmosphérique.*

2° *Oxygène. Azote.* — J'ai groupé l'étude de l'influence de l'oxygène et de l'azote sur l'acidité. Les expériences effectuées avec ces deux gaz ne peuvent, à mon avis, être séparées, l'abondance de l'un entraînant la diminution de l'autre, et *vice versa.*

La proportion relative d'oxygène dans l'air influe-t-elle sur la formation des acides organiques ?

Des observations préliminaires effectuées en préparant des atmosphères de composition variable, par mélange approximatif d'une certaine quantité d'air atmosphérique à un volume donné d'oxygène, m'ont préalablement montré que, d'une façon générale, les feuilles de *Sempervivum tectorum* fabriquent, dans ces conditions, un peu plus d'acide malique que dans l'air ordinaire ; cette différence en plus est cependant faible.

L'acidification est, au contraire, quelque peu gênée lorsque le milieu s'enrichit en azote; toutefois, même lorsque la feuille est placée dans l'azote pur, l'acidification est encore appréciable, et cela probablement (comme dans le cas de l'hydrogène), à cause de l'atmosphère interne de la plante qui permet l'oxydation incomplète d'une partie des hydrates de carbone assimilés :

			Acide malique en milligrammes.
Analyse du début de l'expérience, 20 mai, soir...............			5,0
Analyse du lendemain, 21 mai matin (air sous cloche)........			7,9
—	—	(95 p. 100 oxygène environ).	8,0
—	—	(60 —).	8,7
—	—	(40 —).	8,9
—	—	(35 —).	9,6
—	—	(25 —).	8,9
—	—	(21 —).	7,9
—	—	(18 —).	7,4
—	—	(15 —).	6,9
—	—	(10 —).	6,7
—	—	(0,00 — azote pur).......	6,0

La proportion d'oxygène, lorsqu'elle est au-dessus de la teneur normale de l'atmosphère, n'influe donc que légèrement sur l'acidification. Ces expériences permettent même d'émettre un doute sur le fait indiqué par M. Warburg (1), à savoir : qu'il faut peu d'oxygène pour la formation des acides, et qu'un excès de ce gaz facilite la désacidification ; d'ailleurs M. Aubert (2), dans son travail, soutient une opinion conforme à mes résultats.

Si, examinant de plus près ce qui se passe, on fait l'analyse des milieux gazeux, on constate que la plante, pendant la nuit, dégage de l'acide carbonique ; elle absorbe de l'oxygène si le milieu extérieur en contient, et cela en proportions telles que les quotients respiratoires, faciles à établir, sont inférieurs à l'unité.

Ci-dessous, les résultats fournis par des feuilles de *Sempervivum tectorum* comparables, les 10-11 septembre 1902 :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (soir).	LENDEMAIN MATIN DANS OXYGÈNE P. 100.										
			96,53.	96,01.	96,00.	72,01.	63,75.	63,58.	20,79. Air.	14,47.	10,35.	1,45.	0,00. Azote pur.
Acide malique (en milligrammes)	Degrés. 23	2,1	4,8	4,7	4,7	4,9	4,7	4,6	4,4	4,0	3,8	3,8	3,2
CO^2 dégagé p. 100.....	»	»	0,74	0,76	0,85	0,63	0,74	1,00	0,31	0,31	0,42	0,41	0,31
O absorbé p. 100.....	»	»	3,07	2,00	1,83	1,54	1,87	2,36	0,65	0,53	0,58	0,52	0,00
$\frac{CO^2}{O}$	»	»	0,24	0,38	0,46	0,40	0,39	0,42	0,47	0,57	0,72	0,78	»

La façon de se comporter des Crassulacées pendant la nuit, dans des atmosphères plus ou moins riches en oxygène ou en azote, peut se traduire par les conclusions suivantes :

A. *L'oxygène, en plus grande quantité que dans l'air, favorise la production nocturne de l'acide malique.*

B. *L'azote, en plus forte proportion que dans l'air, entrave*

(1) *Ann. agron.*, t. XII, p. 272.
(2) Aubert, Thèse, 1re partie, p. 37.

l'acidification ; celle-ci n'est cependant pas négligeable même dans l'azote pur.

C. *Dans tous les cas où l'oxygène est fourni à la plante, le quotient respiratoire est inférieur à l'unité.*

3° *Anhydride carbonique.* — Quelques expériences préliminaires m'ont d'abord permis de constater que, dans une atmosphère assez fortement chargée en anhydride carbonique, les feuilles de *Sempervivum tectorum* fabriquent, pendant la nuit, une proportion d'acide malique bien moindre que dans l'air.

Ainsi, placées le 1er mai 1902, le soir, dans des milieux différemment riches en CO^2, elles ont fourni à l'analyse, le 2 mai au matin, les résultats suivants :

			Acide malique (en milligr.).
Analyse du début,	1er mai, soir	(mise en expérience).........	3,6
Analyse du début,	2 mai, matin	(air sous cloche).............	4,8
—	—	(CO^2 5 p. 100 environ).....	4,7
—	—	(— 10 —).....	4,4
—	—	(— 20 —).....	3,7
—	—	(— 50 —).....	3,6
—	—	(— 100 —).....	3,6

Ces premières données, bien que devant être complétées par l'analyse des gaz, me permettent déjà de mettre en doute la conclusion exprimée par M. Aubert (1), à savoir : qu'un *Sempervivum tectorum* plongé dans une « atmosphère chargée d'acide carbonique, fabrique une plus grande quantité d'acide malique que dans l'air. »

J'ai répété un certain nombre de fois cette expérience; les résultats ont toujours été comparables : *10 à 20 p. 100 de gaz carbonique ralentissent déjà considérablement l'acidification.*

Voici maintenant les chiffres fournis par l'analyse précise des échanges gazeux, effectuée le 27-28 août 1902.

(1) *Loc. cit.*, p. 41.

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (soir).	LENDEMAIN MATIN DANS CO^2 P. 100.						
			99,15.	98,94.	41,40.	22,00.	18,44.	16,02.	0,00. Air sous cloche.
Acide malique (en milligr.).	Degrés. 20	2,6	2,6	2,6	2,6	3,1	3,1	3,1	4,2
CO^2 dégagé p. 100......	»	»	0,09	0,11	0,25	0,30	0,18	0,33	0,31
O absorbé p. 100.......	»	»	»	»	0,25	0,46	0,35	0,61	0,72
CO^2 p. 100.............	»	»	»	»	1,00	0,65	0,51	0,54	0,43

Ainsi donc, dans les Crassulacées :

A. *Loin de favoriser la formation de l'acide malique, l'anhydride carbonique la gêne notablement.*

B. *Une proportion considérable de CO^2 empêche même totalement l'acide organique de se former.*

C. *Dans les cas où les feuilles s'enrichissent en acide malique, le quotient respiratoire* $\frac{CO^2}{O}$ *est toujours inférieur à l'unité.*

4° *Oxyde de carbone.* — L'oxyde de carbone, qui exerce une influence si néfaste sur l'organisme animal, agit-il sur la production des acides organiques chez les Crassulacées? La question m'a paru digne d'être étudiée.

J'ai observé que, dans une atmosphère de plus en plus chargée en CO, des feuilles de *Sempervivum tectorum* fabriquent de moins en moins de l'acide malique, si bien que, dans de l'oxyde de carbone pur, la production est à peu près nulle. En effet :

			Acide malique (en milligr.).
Analyse du début, 26 mai, soir		....	3,6
Analyse du lendemain, 27 mai, matin		(sous cloche)...........	8,3
—	—	(10 p. 100 CO environ).	8,1
—	—	(20 —).	6,7
—	—	(50 —).	6,1
—	—	(100 —).	4,0

Les échanges gazeux de la plante sont encore ici du même ordre que dans l'air atmosphérique : lorsqu'une certaine quantité d'air est mêlée au gaz CO, il y a dégagement de CO^2 et absorption d'O, en proportions telles que $\frac{CO^2}{O} < 1$.

Les chiffres suivants ont été obtenus le 29-30 septembre 1902 :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (soir).	LENDEMAIN MATIN DANS CO P. 100.					
			100.00	75,80.	55,92.	38,28.	32,22.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.							
Acide malique (en millig.)	19	2,4	2,5	4,0	4,1	5,1	5,2	6,8
CO^2 dégagé / O p. 100.	»	»	0,41	0,54	0,53	0,31	0,31	0,15
O absorbé p. 100....	»	»	»	0,60	0,58	0,58	0,45	0,48
$\frac{CO^2}{O}$........	»	»	»	0,90	0,91	0,53	0,68	0,31

Ces résultats sont faits pour nous surprendre. Il est étrange de voir un gaz aussi éminemment toxique que CO. n'empêcher totalement l'acidification que lorsqu'il est sensiblement pur (l'acide malique est produit en quantité appréciable, même lorsque le milieu renferme 75 p. 100 de CO). Claude Bernard (1) a cependant démontré l'influence perturbatrice de ce gaz sur un autre phénomène biologique, la germination (1/6 de CO dans l'air l'arrêterait, d'après l'auteur). Il est vrai que M. Linossier (2) n'a pas constaté l'arrêt de ce dernier phénomène, même dans une atmosphère renfermant 79 p. 100 d'oxyde de carbone. Il n'a pu donner, de cette contradiction avec l'illustre savant, aucune explication plausible. Je me contente moi-même, en rapprochant mes expériences de celles de M. Linossier, de résumer ainsi, sans les interpréter autrement, les faits qui résultent de l'étude de l'influence de l'oxyde de carbone sur l'acidification :

A. *L'acidification des Crassulacées est entravée par la présence d'oxyde de carbone, mais elle n'est à peu près complètement empêchée que dans ce gaz pur.*

(1) Leçon sur l'action des substances toxiques et médicamenteuses.
(2) *C. R.*, t. CVIII, p. 820.

B. *Les échanges gazeux qui se produisent ainsi, pendant la nuit, sont de même sens que ceux constatés dans l'air ordinaire, c'est-à-dire représentés par un quotient respiratoire* $\frac{CO^2}{O} < 1$.

Cette étude d'ensemble de l'influence du milieu gazeux extérieur, sur l'acidification nocturne d'une feuille de Crassulacée, montre que l'acide malique se produit, dans ces diverses atmosphères artificielles, lorsque $\frac{CO^2}{O}$ est plus petit que l'unité. Comme dans l'air ordinaire, l'acidification est encore ici intimement liée aux diverses valeurs de ce quotient respiratoire.

b. **Influence sur la désacidification à l'obscurité. Échanges gazeux.** — 1° *Hydrogène.* — Des feuilles de *Sempervivum tectorum* détachées le matin (riches par conséquent en acide malique), et plongées dans de l'hydrogène pur ou dilué d'air, ne perdent dans la journée, à l'obscurité, qu'une très petite quantité d'acide malique.

Comme échanges gazeux, il se produit un très léger dégagement d'acide carbonique pour les feuilles maintenues dans l'hydrogène pur; si ce dernier gaz est mélangé, au début de l'expérience, à une certaine quantité d'air, CO^2 expiré est plus considérable. De plus, la proportion d'oxygène absorbé est inférieure à celle de CO^2 produit, fait analogue à celui que l'on observe avec des feuilles placées dans l'air atmosphérique.

L'expérience du 23 août 1902 m'a donné :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS HYDROGÈNE P. 100.			
			100,00.	84,93.	44,68.	0,00 Air sous cloche.
	Degrés.					
Acide malique (en milligrammes).	26	6,5	6,2	6,2	6,3	6,2
CO^2 dégagé p. 100.	»	»	0,21	0,42	0,64	0,63
O absorbé p. 100.	»	»	0,00	0,28	0,43	0,41
$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	1,50	1,48	1,53

Placée pendant le jour, à l'obscurité, dans une atmosphère d'hydrogène pur, ou dilué d'air, une Crassulacée :

A. *Ne perd, comme dans l'air atmosphérique, qu'une très petite quantité d'acide malique;*

B. *Possède des échanges gazeux se traduisant par un léger dégagement de* CO^2 *dans l'hydrogène pur, et par un quotient* $\frac{CO^2}{O} > 1$, *lorsque ce gaz est mélangé d'une certaine proportion d'air.*

2° *Oxygène. Azote.* — La proportion d'acide malique des feuilles de *Sempervivum* plongées dans de l'air, plus ou moins riche en oxygène ou en azote, ne subit que de très légères variations pendant une journée.

De l'acide carbonique se dégage, même dans une atmosphère d'azote pur.

Le plus souvent, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est, comme dans l'air ordinaire, supérieur à l'unité, mais il varie cependant, entre des limites assez larges; c'est ainsi que si la proportion d'oxygène est considérable, ce rapport se rapproche de 1 et peut même être inférieur à l'unité (dans ce dernier cas, on n'observe pas de désacidification).

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS OXYGÈNE P. 100.									
			97,01.	96,14.	79,85.	62,09.	39,12.	20,76. Air sous cloche.	15,32.	5,21.	2,07.	0,00 Azote pur.
	Degrés.											
Acide malique (en milligr.).	24	4,2	4,3	4,3	4,1	»	4,0	»	»	»	»	»
	27	6,7	»	»	»	6,1	»	5,8	»	»	»	»
	25	7,2	»	»	»	»	»	»	6,7	7,0	7,0	7,1
CO^2 dégagé p. 100...	»	»	0,83	0,96	0,51	0,51	0,32	0,42	0,41	0,52	0,41	0,42
O absorbé p. 100...	»	»	1,00	1,27	0,51	0,50	0,31	0,24	0,23	0,36	0,30	0,00
$\frac{CO^2}{O}$.......	»	»	0,83	0,75	1,00	1,02	1,02	1,75	1,78	1,44	1,36	»

Il semble donc découler de ce tableau les faits suivants :

A. *Les Crassulacées placées le jour, à l'obscurité, dans un*

air plus ou moins riche en oxygène, perdent peu d'acide malique.

B. *Pendant ce temps, il y a un dégagement d'acide carbonique et une absorption d'oxygène tels que* $\frac{CO^2}{O}$ *est* > 1 *; toutefois, lorsque l'atmosphère est très chargée en oxygène, ce rapport s'abaisse vers l'unité et peut être* < 1.

3° *Anhydride carbonique.* — La teneur en acide malique d'une Crassulacée enfermée, durant une journée, à l'obscurité, dans des atmosphères chargées diversement en CO^2, varie dans de très faibles proportions. Les changements de composition du milieu gazeux sont eux-mêmes très restreints, et quelque peu difficiles à saisir; tout au plus constate-t-on un *très léger* dégagement d'acide carbonique, et une absorption également *faible* d'oxygène. Mais les chiffres fournis par les analyses du gaz final diffèrent si peu de ceux obtenus avec le gaz initial, que je me contente d'indiquer ces simples constatations.

Ainsi, pendant le jour, à l'obscurité, une Crassulacée placée dans des milieux gazeux plus ou moins chargés en CO^2, *varie très peu sa richesse en acide malique ; elle absorbe pendant ce temps de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique ; mais ces échanges gazeux sont extrêmement faibles.*

4° *Oxyde de carbone.* — Les variations subies par des feuilles de *Sempervivum tectorum*, plongées le jour, à l'obscurité, dans des atmosphères de richesse variable en CO, sont représentées par le tableau suivant :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS CO P. 100. 100,00.	71,58.	44,65.	28,00.	0,00. Air sous cloche.
Acide malique (en milligrammes).	Degrés. 18	5,9	5,6	5,7	5,6	5,7	5,6
CO^2 dégagé p. 100.	»	»	0,21	0,11	0,32	0,30	0,20
O absorbé p. 100.	»	»	»	0,09	0,24	0,26	0,14
$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	1,22	1,33	1,16	1,42

Pendant le jour et à l'obscurité :

A. *La désacidification des Crassulacées dans l'oxyde de carbone est peu intense;*

B. *Le quotient* $\frac{CO^2}{O}$ *est, dans ces conditions, supérieur à l'unité.*

Donc, pendant le jour et à l'obscurité, dans une atmosphère de composition variable, la désacidification d'une Crassulacée, riche en acide malique, est généralement faible; dans ce cas, les rapports $\frac{CO^2}{O}$ sont, ainsi que dans l'air ordinaire, supérieurs à l'unité.

ç. **Influence sur la désacidification à la lumière. Échanges gazeux.** — 1° *Hydrogène*. — Un certain nombre de feuilles de *Sempervivum* et d'*Echeveria*, détachées le matin, ont été placées dans de l'hydrogène pur ou plus ou moins mélangé d'air, sous cloche, et à une lumière diffuse intense. Les analyses effectuées le soir, après sept à huit heures d'expérience, ont donné :

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS.						
		MISE en expérience.	SOIR DANS HYDROGÈNE P. 100.					
			100,00.	86,43.	82,72.	59,67.	59,53.	0,00. Air sous cloche.
		Mil.	Mil.	Mil.	Mil.	Mil.	Mil.	Milligr.
Sempervivum tectorum...	17 mai 1902.	7,2	3,3	»	»	»	»	1,3
	17 mai. —	7,1	2,8	»	»	»	»	1,3
	15 juillet. —	4,8	3,8	»	»	»	»	3,4
	17 juillet. —	5,0	3,7	3,0	»	»	3,0	2,8
	15 juillet. —	4,8	»	»	4,1	3,8	»	3,4
Echeveria glauca..	25 mars. —	3,7	2,0	»	»	»	»	1,7

L'analyse des gaz est ici très instructive. Elle permet de constater, chaque fois, un dégagement d'oxygène. A quelle cause faut-il attribuer ce phénomène? En partie à la décomposition de l'acide malique qui donne d'abord de l'acide carbonique, et celui-ci est réduit au sein même du tissu de la

feuille avec fixation de carbone et dégagement d'oxygène ; de sorte que si le pyrogallate de potasse ne décelait pas trace d'oxygène dans l'air initial, l'air final en renferme une quantité appréciable, et si l'air initial en contenait une certaine proportion, celle-ci devient encore plus forte dans l'air final. De plus, on observe, dans quelques cas, mais pas d'une façon constante, un dégagement faible d'acide carbonique ; CO^2 provenant de la respiration a donc été, en majeure partie, décomposé par la chlorophylle.

Voici une expérience faite avec le *Sempervivum tectorum :*

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS HYDROGÈNE P. 100.					
			100,00.	86,43.	82,72.	59,67.	59,53.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.							
Acide malique (en millig.)	27	4,8	4,2	»	4,1	3,8	»	3,4
	28	5,0	»	3,0	»	»	3,0	2,8
O dégagé p. 100....	»	»	0,77	0,84	0,88	0,67	0,70	0,69
CO^2 dégagé p. 100....	»	»	Traces.	0,00	0,00	Traces.	0,00	0,00

Ces observations sont dignes d'être retenues. Elles montrent que, contrairement à l'opinion émise par certains auteurs, la décomposition de l'acide malique, chez les Crassulacées, ne réclame pas forcément une certaine quantité d'oxygène dans l'atmosphère externe; sans doute la désacidification dans l'hydrogène est moins rapide, moins avancée que dans l'air, mais elle n'en existe pas moins, et se traduit nettement par les changements de composition subis par l'atmosphère ambiante.

A. *Une Crassulacée placée pendant le jour à la lumière, dans une atmosphère d'hydrogène pur, ou plus ou moins dilué d'air, perd une notable proportion d'acide malique, moins cependant que lorsqu'elle est plongée dans l'air atmosphérique;*

B. *Il se produit pendant ce temps, dans l'atmosphère ambiante, un dégagement appréciable d'oxygène.*

2° *Oxygène. Azote.* — Placées dans des atmosphères plus ou moins riches en oxygène ou en azote, des feuilles de *Sempervivum tectorum* perdent de l'acide malique. Ainsi que le montrent les chiffres ci-dessous obtenus par des expériences préliminaires, la désacidification se produit mieux dans l'air normal que dans un milieu gazeux plus chargé soit en oxygène, soit en azote. L'excès de l'un ou de l'autre de ces gaz semble donc entraver la diminution de l'acide malique pendant le jour, à la lumière ; la diminution est peu sensible dans l'oxygène et l'azote purs.

					Acide malique (en milligr.).
Analyse du début, 3 mai,		matin		....	8,3
—	—	soir (air sous cloche)		....	4,8
	—	(95 p. 100 oxygène, environ)		..	7,3
—	—	(60	—	— ..	6,3
—	—	(40	—	— ..	5,0
—	—	(30	—	— ..	5,7
—	—	(25	—	— ..	5,2
—	—	(21	—	(air sous cloche)...	4,8
	—	(18	—	oxygène environ)..	4,9
	—	(15	—	—	5,2
—	—	(10	—	—	5,7
—	—	(0,00	—	azote pur).........	7,8

S'il est naturel de penser qu'une atmosphère de plus en plus riche en azote entrave d'autant mieux la désacidification, il semble, par contre, qu'une plus grande quantité d'oxygène doive amener une plus forte combustion des composés carbonés, et faciliter la destruction des acides organiques. Warburg (1) a lui-même indiqué qu'un excès de ce gaz favorise cette destruction. Mais l'acidification et la désacidification sont, en somme, deux phénomènes coexistants, se produisant constamment, et le terme final observé n'est que la résultante des deux actions contraires. Or, j'ai montré, ailleurs, que l'excès d'oxygène favorise l'acidification. L'acide malique, en un temps donné, peut donc, dans des milieux gazeux fortement chargés en oxygène, être produit en plus grande quantité que dans l'air

(1) *Ann. agr.*, t. XII, p. 272

ordinaire, et cette différence en plus peut suffire pour que l'acidité finale se traduise par une très légère diminution sur l'acidité du début.

D'ailleurs, les échanges gazeux qui se produisent sont ici très spéciaux, et méritent d'être signalés ; ils sont de nature fort différente, suivant que l'atmosphère artificielle est plus riche que l'air ordinaire en oxygène ou en azote ; je les exposerai séparément.

Lorsque l'oxygène est abondant, les choses se passent autrement que dans l'air ordinaire ; tandis qu'on n'observe le plus souvent, dans ce dernier cas, qu'un dégagement d'oxygène, il y a au contraire émission manifeste d'acide carbonique et absorption d'oxygène, lorsque l'atmosphère confinée contient une forte proportion de celui-ci :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS OXYGÈNE P. 100.					
			96,38.	81,57.	63,10.	56,30.	45,54.	20,68.
	Degrés.							
Acide malique (en millig.)	28	5,2	5,0	4,7	»	»	3,6	3,3
	26	6,7	»	»	5,2	5,2	»	»
CO^2 dégagé p. 100....	»	»	0,94	0,63	0,35	0,20	0,10	Traces.
O absorbé p. 100....	»	»	1,10	0,71	0,40	0,13	Léger dégagement d'oxygène	Dégagement d'oxygène.

Ces résultats s'écartent sensiblement de ceux fournis par les autres gaz. Il ne m'est pas possible d'en donner une interprétation satisfaisante. A la lumière, comme à l'obscurité (on l'a déjà vu ailleurs), les échanges gazeux dans une atmosphère très riche en oxygène, paraissent bien particuliers. Je ferai remarquer toutefois, que la constance de CO^2 dégagé et d'O absorbé, en plus forte quantité que dans l'air, est conforme aux expériences de MM. Berthelot et André (1), qui ont démontré l'accroissement des phénomènes d'oxyda-

(1) *C. R.*, t. CXIX.

tion, dans les feuilles plongées dans l'oxygène en grande quantité. En outre, il est possible que l'assimilation chlorophyllienne soit moins intense dans un milieu très riche en oxygène, ce qui entraînerait, naturellement, une diminution plus faible de l'acide malique.

Si le milieu ambiant est, au contraire, très chargé en azote, les échanges gazeux du *Sempervivum* sont de même sens que dans l'air atmosphérique; on observe un dégagement très net d'oxygène :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS OXYGÈNE P. 100.									
			20,79.	21,74.	15.43.	11,20.	8,78.	8,61.	4,93.	1,86.	0,00. Azote pur.	0,00. Azote pur.
	Degrés.											
Acide malique (en milligr.).	25	5,6	4,9	»	»	»	»	5,2	»	»	»	5,5
	26	3,9	»	2,5	3,2	3,2	3,6	»	3,4	3,8	3,7	»
O dégagé p. 100...	»	»	0,38	0,32	0,32	0,35	0,31	0,27	0,32	0,23	0,21	0,20
CO^2 dégagé p. 100...	»	»	0,00	traces	traces	0,00	0,00	traces	0,00	0,00	0,00	0,00

Il faut donc retenir de toutes ces expériences à la lumière que :

A. *L'acidité des Crassulacées diminue moins que dans l'air ordinaire, lorsque celui-ci contient une proportion d'oxygène bien supérieure à la normale; dans ces cas on constate généralement un dégagement de CO^2 et une absorption d'O;*

B. *L'acide malique diminue aussi d'autant moins, que la quantité d'azote dans l'air s'élève au-dessus des proportions normales de l'atmosphère; il y a alors enrichissement du milieu en oxygène.*

3° *Anhydride carbonique.* — J'ai placé à une lumière diffuse intense des feuilles de *Sempervivum tectorum* dans des atmosphères artificielles, contenant approximativement 5, 10, 20, 50 et 95 à 100 p. 100 d'acide carbonique. Par comparaison avec des feuilles plongées dans l'air exempt de CO^2, j'ai déterminé l'influence plus ou moins profonde du gaz carbonique, sur la disparition diurne de l'acide malique.

Voici les résultats obtenus :

			Acide malique (en milligr.)
Analyse du début, 30 avril		matin	6,0
—	—	soir (air sous cloche)	4,4
—	—	(5 p. 100 CO^2 environ)	5,8
—	—	(10 — —)	5,8
—	—	(20 — —)	5,7
—	—	(30 — —)	5,8
—	—	(100 — —)	6,0

Ces premières données montrent déjà que l'anhydride carbonique, même à faible dose, entrave fortement la destruction de l'acide malique, chez les Crassulacées.

Mais il ne fallait point se contenter de cette observation, faite d'ailleurs en 1886 par M. Warburg (1). Il importait d'analyser très exactement les échanges gazeux, afin de pouvoir donner une interprétation rationnelle de ces faits.

Cette étude donne des résultats très nets : on observe une absorption d'acide carbonique évidente, et un dégagement d'oxygène également très appréciable, sauf toutefois dans le cas où l'atmosphère artificielle est composée de gaz CO^2 à peu près pur..

	Température.	Mise en expérience (matin).	Soir dans CO^2 p. 100.						
			99,02.	25,18.	24,47.	17,51.	8,14.	5,90.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.								
Acide malique (en milligr.)	26	3,6	3,6	»	»	»	»	»	3,2
	26	4.6	»	4,1	4,2	»	»	»	3,0
	24	4,4	»	»	»	4,1	»	»	3,4
	25	7,2	»	»	»	»	7,2	7,0	4,2
CO^2 absorbé p. 100.	»	»	0,00	0,43	0,47	0,50	0,63	0,67	»
O dégagé p. 100...	»	»	0,00	0,40	0,52	0,66	0,88	0,82	0,12 à 0,26

L'explication des observations ci-dessus me paraît devoir être la suivante :

Les feuilles plongées dans CO^2 pur n'assimilent pas; la teneur en acides et l'atmosphère externe ne subissent pas

(1) *Loc. cit.*

de changement appréciable ; la feuille ne fonctionne plus normalement. Lorsque le milieu gazeux contient une assez forte quantité d'air, l'assimilation chlorophyllienne intervient ; il y a fixation de carbone (diminution de CO^2 total) et dégagement d'oxygène ; mais les acides organiques ne sont pas influencés, car l'énergie chlorophyllienne trouvant dans l'air environnant une suffisante quantité de gaz carbonique. se porte pour ainsi dire toute, *sur la décomposition de ce gaz extérieur, au bénéfice de l'acide malique qui reste sensiblement intact*. Dans l'air exempt de CO^2, les choses se passent comme il a été dit précédemment.

Telle est l'interprétation logique, basée sur l'expérience, que l'on peut donner de ces phénomènes.

En résumé, dans une atmosphère chargée d'anhydride carbonique et à la lumière :

A. *La désacidification des Crassulacées est à peu près annulée par la présence de CO^2.*

B. *Il se produit, par suite de l'assimilation chlorophyllienne, une absorption d'acide carbonique extérieur et un dégagement d'oxygène, sauf toutefois pour le cas où la plante est placée dans CO^2 à peu près pur.*

4° *Oxyde de carbone.* — De même que la présence d'oxyde de carbone entrave l'acidification nocturne des Crassulacées, le même gaz gêne la désacidification diurne à la lumière.

L'expérience suivante, faite sur des feuilles de *Sempervivum tectorum*, m'a fourni comme variations dans la teneur en acide malique :

			Acide malique (en milligr.).
Analyse du début,	26 mai,	matin	8,0
—	—	soir (air sous cloche)	3,3
—	—	(10 p. 100 CO environ).	4,5
—	—	(20 — —).	7,2
—	—	(50 — —).	7,7
—	—	(100 — —).	8,0

Les échanges gazeux se traduisent simplement dans le gaz final, par un dégagement d'oxygène, ainsi que cela résulte du tableau suivant :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience. (matin).	SOIR DANS CO P. 100.					
			100,00.	45,75.	41,37.	39,97.	11,83.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.							
Acide malique (en milligr.)..	20	4,8	4,8	4,7	4,5	4,5	4,4	4,0
O dégagé p. 100....	»	»	0,31	0,46	0,38	0,44	0,61	0,64

Donc les Crassulacées, à la lumière, en présence de CO :

A. *Perdent d'autant moins d'acide malique que l'atmosphère est plus riche en oxyde de carbone.*

B. *Cette désacidification est corrélative d'un dégagement d'oxygène.*

En somme, une Crassulacée placée le matin à la lumière, dans des gaz divers, perd généralement de l'acide malique dans la journée ; on constate alors un dégagement d'oxygène dans l'atmosphère externe. Cela tient à ce que, sous l'influence des rayons lumineux, la chlorophylle décompose non seulement CO^2 produit par la respiration, mais encore CO^2 provenant de la destruction de l'acide malique. Toutefois, lorsque le gaz extérieur contient une certaine quantité d'anhydride carbonique, celui-ci est en partie décomposé par la chlorophylle, alors que l'acide organique de la plante reste intact.

VII. — RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE.

L'étude spéciale de quelques plantes grasses m'a permis de mettre en lumière un certain nombre de faits, que je vais résumer maintenant :

I. — Dans un premier chapitre, j'ai montré que l'acidité relative, chez les Crassulacées, ne varie pas seulement avec le développement du végétal ; elle diffère encore suivant qu'on effectue les déterminations le matin ou le soir, suivant que la plante a reçu une lumière plus ou moins vive, suivant l'âge

des feuilles analysées. Augmentant le matin, des feuilles jeunes aux feuilles adultes, le titre acidimétrique diminue au contraire le soir, après quelques heures d'insolation, des feuilles centrales aux feuilles périphériques.

II. — Les dosages, chez les Crassulacées, de l'alcalinité des cendres, qui donnent une idée approximative des acides combinés, tout en vérifiant que la désacidification diurne n'est pas due à la saturation par les bases, m'ont permis de faire quelques remarques intéressantes sur la répartition de ces acides combinés et leurs rapports avec les acides libres ou demi-combinés.

III. — Il résulte des variations de l'acidité relative dans une même journée, pour une même plante, que les rapports annoncés par certains auteurs entre la teneur en eau, la transpiration et cette acidité relative sont sensiblement applicables le matin, mais se trouvent le soir, toujours en défaut; des relations peuvent être établies, si, au lieu d'envisager les acides libres ou demi-combinés, on ne considère que les acides à l'état de sels neutres.

IV. — Passant ensuite à l'étude spéciale de la formation nocturne des acides organiques, j'ai mis en évidence, par des expériences multiples, l'influence néfaste d'une haute température, et les relations étroites qui paraissent exister entre l'acidification, et l'assimilation par la plante du carbone extérieur. L'analyse attentive des échanges gazeux et des quotients $\frac{CO^2}{O}$, en montrant combien la respiration est spéciale chez les Crassulacées, permet, en outre, d'expliquer nettement la répartition de l'acide malique dans les diverses feuilles d'une même plante, ainsi que les variations apportées dans l'acidification par une température plus ou moins élevée : l'acide malique est produit en quantité d'autant plus considérable que $\frac{CO^2}{O}$ s'abaisse davantage au-dessous de l'unité.

L'étude de l'influence des anesthésiques sur l'acidifica-

tion montre que celle-ci est intimement liée à l'activité cellulaire, puisqu'elle ne se produit pas lorsqu'on anesthésie le protoplasme par des vapeurs d'éther ou de chloroforme.

En ce qui concerne la destruction des acides, j'ai observé qu'une Crassulacée riche en acide malique et placée à l'obscurité perd, peu à peu, une certaine portion de cet acide ; cela tient à ce que, contrairement à l'opinion de quelques auteurs, par suite de la combustion des acides organiques, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est plus grand que l'unité ; il s'en écarte d'autant plus que la diminution de l'acide malique est plus prononcée.

Si la plante est exposée à la lumière, la chlorophylle intervient à son tour et amène une diminution encore plus intense de l'acidité. L'anhydride carbonique, provenant de la décomposition de l'acide malique, est alors réduit au sein même des tissus avec fixation de carbone et dégagement d'oxygène, et la résultante des échanges gazeux dépend de la prédominance du phénomène respiratoire ou du phénomène chlorophyllien. Cette manière de voir est confirmée par le fait que les anesthésiques entravent fortement la désacidification à la lumière.

V. — Un ensemble de recherches a été spécialement consacré à l'étude de l'influence du sectionnement sur l'acidité. Des résultats de quelque intérêt ont été obtenus en ce qui concerne les modifications apportées dans les échanges gazeux ou dans la formation et la destruction des acides organiques.

Constamment j'ai observé que les feuilles sectionnées ont un rapport $\frac{CO^2}{O}$ plus fort que les feuilles entières, et par suite, une teneur inférieure en acide malique ; et il est intéressant de signaler, à ce propos, le parallélisme qui existe entre mes observations sur les plantes grasses et celles de M. Gerber sur les fruits acides.

VI. — La composition de l'atmosphère qui entoure la plante a également une action sur ces phénomènes.

De nombreuses expériences établissent que l'acide malique se produit mieux dans une atmosphère enrichie en oxygène, et qu'une forte proportion d'hydrogène, d'azote et d'oxyde de carbone gêne quelque peu cette production; celle-ci, bien qu'entravée totalement par l'oxyde de carbone pur et par 20 p. 100 d'acide carbonique environ, s'observe encore (faiblement, il est vrai), dans des gaz paraissant être moins toxiques pour la cellule, comme l'hydrogène ou l'azote purs. De plus, toutes les fois que le végétal fabrique de l'acide malique pendant la nuit, on observe, comme dans l'air ordinaire, un quotient $\frac{CO^2}{O}$ plus petit que 1.

Quant à la désacidification à l'obscurité, pendant une journée, elle est généralement faible. Elle correspond à des échanges gazeux représentés par des rapports $\frac{CO^2}{O}$ plus grands que l'unité, sauf lorsque la proportion d'oxygène dépasse 80 p. 100 environ; dans ce cas le quotient respiratoire s'abaisse légèrement au-dessous de 1.

Plus forte est la désacidification à la lumière; elle est gênée cependant par la présence d'une grande quantité de gaz inertes, mais elle se produit encore d'une façon appréciable dans l'hydrogène et l'azote purs ; 5 p. 100 de CO^2 dans l'atmosphère externe l'empêchent totalement, de même que l'oxyde de carbone à peu près pur. Enfin, lorsqu'il y a diminution de l'acide malique, à la lumière, on observe constamment un dégagement d'oxygène dans l'atmosphère confinée, et même si la désacidification ne se produit pas par suite de la présence de CO^2 dans l'air, on constate néanmoins une absorption nette d'anhydride carbonique et un dégagement d'oxygène.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Sans rappeler ici les diverses conclusions énumérées dans le cours de ce mémoire, il se dégage de l'ensemble des *Recherches sur l'acidité végétale* un certain nombre d'idées générales qu'il est utile de mettre en relief.

Par des observations nombreuses, faites sur quelques plantes ordinaires, non grasses, j'ai constaté que les acides végétaux sont surtout fabriqués dans les parties jeunes des organes, sièges particuliers de l'activité cellulaire, du maximum de turgescence, des actions oxydantes dues ou non à des ferments, etc.

Conformément aux données de MM. Berthelot et André sur la neutralisation des acides par les bases du sol, et de M. Charabot sur l'éthérification chez les végétaux, ces acides, ainsi formés dans les parties jeunes, sont peu à peu saturés ou éthérifiés. J'ai montré que ces deux ordres de faits concordent pleinement avec la répartition dans les plantes de l'acidité relative (due aux acides libres et demi-combinés); celle-ci, en effet, diminue graduellement à mesure qu'on la détermine dans des organes pris à un état de développement plus avancé. Corroboré par l'étude détaillée de la feuille, de la tige et de la fleur, analysées à des âges différents, ce fait général prédomine nettement dans toute la première partie de ce travail.

Mais l'étude de l'acidité relative chez les végétaux est vraiment intéressante lorsqu'on l'effectue chez les plantes grasses. Tout en présentant une netteté de réactions remarquable, les variations du titre acidimétrique sont soumises ici aux plus petits changements des conditions externes, et les comparaisons sont quelquefois difficiles.

Ainsi, alors que l'exposition à la lumière des plantes non grasses ne fait subir à l'acidité que des variations à peu près insignifiantes, les acides libres et demi-combinés présentent, chez les Crassulacées, dans une journée, des variations énormes, tant au point de vue de leur quantité que de leur répartition. J'ai établi expérimentalement combien il est dès lors illusoire de vouloir, ainsi que l'ont fait certains auteurs, indiquer des règles trop absolues de répartition des acides dans les diverses feuilles d'une même plante; on peut en dire autant des relations trop étroites signalées entre la teneur en eau et la transpiration d'une part et l'acidité relative d'autre part; ce sont surtout les sels contenus dans ces diverses régions de la plante qui paraissent être en rapport avec la proportion d'eau et la transpiration.

D'un grand nombre d'expériences, j'ai déduit que la formation plus ou moins grande de l'acide malique durant la nuit, tout en dépendant de l'assimilation du carbone pendant le jour, est intimement liée à la respiration, et aux valeurs nocturnes, plus ou moins élevées, du rapport $\frac{CO^2}{O}$. Mais n'y a-t-il pas là autre chose qu'un simple phénomène chimique? Les ferments qui entrent peut-être en jeu pour toute espèce de réaction chimique de la cellule n'interviennent-ils pas? Il est permis de supposer qu'ils contribuent à cette oxydation, car, fait remarquable, l'oxygène n'est pas fixé par la cellule, lorsqu'on anesthésie le protoplasma par des vapeurs d'éther ou de chloroforme.

De mes essais sur la destruction des acides pendant le jour, j'ai conclu que l'acide malique diminue sous l'influence de deux fonctions générales de la plante : la respiration et l'assimilation.

Il est donc facile, d'après ces données, de concevoir le cycle de l'acidification et de la désacidification dans une Crassulacée, et d'expliquer la répartition de l'acide malique dans les différentes feuilles. D'une part, les valeurs noc-

turnes de $\frac{CO^2}{O}$ sont de plus en plus faibles à mesure qu'on s'écarte des feuilles centrales vers les feuilles adultes ; par suite, l'acide malique est produit en quantité plus grande chez celles-ci que chez celles-là. D'autre part, les valeurs diurnes de $\frac{CO^2}{O}$ et de $\frac{O}{C}$, représentant respectivement la respiration et l'assimilation, sont d'autant plus fortes qu'on s'adresse à des feuilles plus voisines de la périphérie : la diminution de l'acide malique est donc considérable chez ces dernières et faible chez les feuilles jeunes ; voilà pourquoi, contrairement à ce qui avait lieu le matin, ce sont les feuilles adultes qui, le soir, présentent le minimum d'acidité; et ces feuilles adultes sont précisément celles qui, après avoir assimilé le plus pendant le jour, fabriquent la nuit suivante une grande quantité d'acide malique.

Ce sont là tout autant de réactions qui se passent journellement, chez les Crassulacées, avec plus ou moins d'intensité.

Mais, si les conditions d'existence normale pour la plante sont changées, autrement dit, s'il intervient des causes étrangères capables d'influer sur le travail cellulaire, ces causes ont aussi leur retentissement sur l'acidité. Dans cet ordre d'idées, je crois avoir démontré, d'une façon suffisamment probante, que le sectionnement des feuilles et la nature du milieu gazeux extérieur, sont des facteurs qui, tout en ne changeant pas le sens général des réactions, amènent cependant quelques perturbations dans les échanges gazeux, se traduisant par des modifications assez notables dans l'acidification et la désacidification.

Ainsi, par l'étude de quelques-uns des rapports qui paraissent exister entre l'acidité et certaines fonctions physiologiques du végétal, se trouve établie, une fois de plus, l'extrême complexité des phénomènes biologiques.

TABLE DES MATIÈRES

RECHERCHES

SUR LES

PLANTES A BOURGEONS RADICAUX

Par M. MARCEL DUBARD

INTRODUCTION

Si l'on considère les jeunes pousses qui percent le sol au début de la période de végétation, on observe qu'elles ont des origines très diverses ; tantôt elles sont issues directement des graines, tantôt elles naissent de tiges souterraines, rhizomes normaux cheminant horizontalement à une certaine profondeur sous le sol, ou bien simplement région inférieure des anciennes tiges aériennes, enterrée, plus ou moins renflée et transformée en organe de réserve, formant ce qu'on appelle une souche ; enfin elles proviennent aussi, quoique moins fréquemment du système radical lui-même. Les racines sont en effet capables, chez un assez grand nombre d'arbres et quelques plantes herbacées, de fournir des bourgeons qui évoluent et constituent un mode particulier de multiplication de ces espèces.

Plusieurs de ces origines peuvent se rencontrer chez une même espèce ; à côté de la tige primordiale résultant du développement de la gemmule, on peut trouver des tiges issues de rhizome comme chez *Polygonatum vulgare*, de racines comme chez *Euphorbia Cyparissias*, de bulbilles comme chez certaines Dioscorées et, quoique les bourgeons radicaux des plantes à rhizome, lorsqu'ils existent, n'évo-

luent pas en général, il est cependant possible, dans certains cas, d'observer chez la même plante des pousses feuillées provenant soit des tiges souterraines, soit des racines, comme il arrive par exemple chez le *Geranium sanguineum*.

Dans ces divers cas, il n'est pas besoin d'un examen bien approfondi pour percevoir des différences morphologiques externes plus ou moins considérables entre les tiges d'origines diverses chez la même espèce, différences dans le port, dans la forme et la disposition des feuilles, qui souvent permettent de prévoir la provenance d'une pousse sans la déterrer.

Ces différences résultent des conditions particulières de développement de chaque tige considérée; elles correspondent surtout aux variations de la nutrition. La tige primordiale se nourrit, au début surtout, aux dépens des réserves de la graine; malgré les analogies de structure qui existent entre une tige souterraine et une racine, les bourgeons qui naissent sur ces deux organes ne sont pas placés dans des conditions identiques de nutrition; leur végétation fournira donc des caractères différentiels de morphologie externe ou interne plus ou moins faciles à saisir, car il faut toujours tenir compte de la plasticité spécifique, si variable même pour des espèces voisines, et qui explique les divers degrés d'intensité des effets produits par une même cause.

Ce sont ces considérations qui m'ont amené à entreprendre une comparaison méthodique des tiges de diverses origines chez une même espèce; mais le problème étant très vaste, j'ai dû le limiter le plus possible. Je me suis donc borné à l'étude des plantes dicotylédones possédant des bourgeons radicaux; elles sont relativement peu nombreuses et j'ai choisi de préférence les espèces très communes de notre climat, afin de pouvoir les observer constamment dans leurs conditions normales de végétation. J'ai donc cherché, pour chacune des espèces étudiées, à mettre en évidence les caractères spéciaux des tiges radicales et j'ai dû pour cela les comparer aux autres tiges,

c'est-à-dire à la tige primordiale et aux pousses des rhizomes et des souches lorsqu'il y avait lieu.

HISTORIQUE

Aucun essai du même genre n'ayant été tenté jusqu'à présent, je ne puis citer de mémoires composés dans l'ordre d'idées que je me suis proposé. Je me contenterai de rappeler ici quelques notions historiques relatives aux bourgeons radicaux et relatées par M. van Tieghem (1).

Les bourgeons radicaux furent signalés, pour la première fois, par Tragus, en 1546, dans le *Convolvulus arvensis*; depuis cette époque, ils ont été observés chez un nombre d'espèces de plus en plus considérable, appartenant surtout aux Dicotylédones. Le catalogue de ces espèces a été dressé à plusieurs reprises, particulièrement par Irmisch (2) en 1857 (42 espèces), par Warming (3) en 1877 (87 espèces), enfin par Wittrock (4) en 1883 (132 espèces).

Deux points ont été surtout étudiés au point de vue des bourgeons radicaux, ce sont leur origine et leur disposition sur les racines.

Irmisch, et après lui Beijerinck (5), montrèrent que ces bourgeons sont endogènes et qu'ils sont disposés suivant les mêmes rangées longitudinales que les radicelles; la question a été reprise et définitivement élucidée par M. van Tieghem (6), dans deux mémoires, l'un relatif à la disposition des radicelles et des bourgeons endogènes, l'autre

(1) Van Tieghem, *Disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines de Phanérogames* (Annales des Sc. naturelles, 7e série, t. V).

(2) Irmisch, *Botanische Zeitung*, 1857, p. 433.

(3) Warming, *Botanisk Tidskrift*, II, 1877, p. 56.

(4) Wittrock, *Société botanique de Stockholm*, 21 nov. 1883. — *Botanisches Centralblatt*, XVII, 1884.

(5) Beijerinck, *Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebelwurzeln* (Natuurk. Verhandl. der kon. Akademie der Wetensch., Amsterdam, XXV, 1886).

(6) Van Tieghem, *loc. cit.*

en collaboration avec Douliot (1), sur l'origine des membres endogènes.

Il résulte de ces recherches, que les bourgeons radicaux normaux ont une origine péricyclique ; une ou plusieurs cellules du péricycle, formant un arc continu, se cloisonnent dans tous les sens et produisent un mamelon qui différencie bientôt des émergences, ébauches des premières feuilles ; le bourgeon digère directement l'endoderme et les assises corticales, jusqu'à ce qu'il paraisse au dehors et n'est jamais pourvu de poche digestive, même quand les radicelles de l'espèce considérée en possèdent.

Les bourgeons sont cependant exogènes chez quelques espèces de Linaires (*L. vulgaris*, *L. bipartita*, etc.). Ils se forment alors aux dépens de l'épiderme de la racine mère; par suite de cette origine, ils sont localisés, non pas sur la racine principale, mais à la base de chaque radicelle sur la courte zone épidermique inférieure à la première cloison tangentielle qui sépare la première calotte de la calyptre (2). Les cellules de l'écorce et du péricycle se cloisonnent ensuite et forment un méristème reliant la nouvelle tige au cylindre central de la racine.

Quant à la disposition des bourgeons radicaux, même lorsque leur origine est exogène, elle se ramène à deux types, comme celle des radicelles.

Si la racine mère a plus de deux faisceaux ligneux, les bourgeons naissent vis-à-vis des pointes de ces faisceaux et, par conséquent, sont disposés en autant de rangées longitudinales qu'il y a de faisceaux ligneux (disposition isostique, *Convolvulus arvensis*). Si la racine mère ne possède que deux faisceaux ligneux, les bourgeons sont disposés suivant quatre rangées correspondant deux à deux à chaque faisceau ligneux ; les deux rangées d'un même faisceau sont

(1) Van Tieghem et Douliot, *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. VIII).

(2) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 714.

disposées symétriquement, par rapport à ce faisceau, et font avec lui un angle de divergence en général assez faible (disposition diplostique, *Alliaria officinalis*). Enfin, dans ce dernier cas, il n'est pas rare de constater la présence de bourgeons doubles, provenant du développement de deux bourgeons au même niveau ; si l'angle de divergence est petit, les arcs péricycliques générateurs empiètent l'un sur l'autre et il en résulte un bourgeon double.

Certaines des observations qui font l'objet des divers chapitres de ce travail sont relatives à de véritables régénérations des tiges par les racines ; cette étude est donc en partie connexe de celle des organes de remplacement. Sans entrer dans le détail des travaux publiés à ce sujet, je crois devoir rapporter cependant que des résultats présentant des analogies avec certains des miens ont pu être signalés pour des régénérations ayant une origine toute différente, intervenant par exemple à la suite de ravages causés par des insectes ou des froids rigoureux sur les jeunes rameaux de certains arbres (1), ou pour des régénérations d'ordre purement artificiel (2).

La formation des bourgeons adventifs est plus ou moins précoce, suivant les espèces, comme l'a déjà observé Royer (3), et comme j'ai pu le vérifier moi-même dans de nombreux cas. Tantôt ils se forment dès le début de la vie de la plante ; ils apparaissent aux premières phases de la germination, sur la racine principale (*Cirsium arvense*) ou à la base de l'axe hypocotylé ; d'autres fois on ne les observe guère que sur les radicelles (*Coronilla varia*) ; enfin ils peuvent n'apparaître que plus tard sur les racines adven-

(1) A. Giard, *Bull. scient.*, t. XVII, p. 131. — Ettingshausen et Krasan, *L'atavisme chez les plantes* (Soc. phys. d'hist. nat. de Genève, 1890, et Revue Scient., XLX, 1890).

(2) Boirivant, *Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes* (Ann. sc. nat., 8e série, t. VI).

(3) Royer, *Flore de la Côte-d'Or avec détermination par les parties souterraines*, 1881.

tives lorsqu'il y a des rhizomes (*Geranium sanguineum*) ou sur de vieilles racines (*Aconitum Lycoctomum*).

Une catégorie très nombreuse de plantes à racines bourgeonnantes est formée par des espèces dont les bourgeons restent à l'état de protubérances à la surface des racines et n'évoluent que si, pour une cause quelconque, naturelle ou artificielle, l'individu est menacé de périr faute d'autres bourgeons ; ces plantes sont dites à bourgeons *expectants*. On peut toujours faire évoluer les bourgeons des racines en supprimant tous les autres et, par conséquent, il sera toujours possible de définir les caractères d'une tige d'origine radicale. J'ai consacré à l'étude de quelques-unes de ces espèces le premier chapitre de ce travail.

J'ai réservé un chapitre spécial aux végétaux ligneux ; la structure très différenciée de ces plantes et les conditions si différentes de végétation où se trouvent les drageons et les branches normales d'individus âgés m'ont conduit à la comparaison de ces deux organes et à l'observation de caractères particulièrement constants. Il faut remarquer cependant que les conditions de végétation des tiges d'origine radicale sont très modifiées lorsqu'on les obtient en isolant un fragment de racine portant un bourgeon ; on constitue ainsi une véritable bouture ; c'est là une opération fréquemment employée en horticulture. La jeune tige qui en résulte émet rapidement des racines adventives et acquiert de cette façon une individualité qu'elle ne possède pas lorsqu'elle reste en relation avec l'arbre qui l'a fournie. J'ai donc toujours considéré les rejets en place, dans les conditions naturelles où ils naissent.

Enfin, chez un nombre relativement restreint d'espèces, les bourgeons radicaux à peine formés se développent en tiges feuillées, qui fleurissent et fructifient ; la propriété de leurs racines est donc devenue un mode normal de multiplication et de conservation ; leur étude fait l'objet du dernier chapitre.

La naissance d'une tige sur une racine a pour effet immédiat de modifier la nutrition de cette racine, au moins au voisinage de la tige ; il en résulte des modifications dans la structure de la racine. J'ai signalé, chemin faisant, quelques observations que j'ai pu faire à ce sujet. Comme celles-ci sortent un peu du cadre général de ce travail, je n'ai pas voulu leur consacrer un chapitre particulier ; éparses, elles ne peuvent d'ailleurs servir que comme jalons pour une étude spéciale plus complète.

CHAPITRE PREMIER

PLANTES HERBACÉES A BOURGEONS RADICAUX EXPECTANTS OU ACCIDENTELS

Entre les plantes dont les racines sont absolument incapables, en toute circonstance, de fournir des bourgeons et celles dont la multiplication se fait normalement par les racines, nous devons placer deux catégories de végétaux. Les uns possèdent d'une façon constante des bourgeons sur leurs racines ; mais ceux-ci restent presque toujours à l'état de vie latente, ils n'évoluent pas et forment simplement de petites émergences à la surface des racines, attendant en quelque sorte qu'une circonstance favorable vienne leur permettre de s'allonger en tiges feuillées, comme il arrive par exemple lorsqu'on isole un fragment de racine portant des bourgeons. On dit, pour cette raison, que ces bourgeons sont expectants (*Geranium sanguineum*, *Viola elatior*, *Plantago media*, *Euphorbia silvatica*, *Alliaria officinalis*, etc.).

Les autres ne possèdent pas, en général, de bourgeons radicaux ; dans la nature ils ne s'en trouvent pourvus qu'exceptionnellement ; mais ils peuvent en fournir d'une façon certaine, artificiellement, dans tous les cas où la mutilation de la plante la forcerait à périr, si les racines ne bourgeonnaient adventivement ; nous les appellerons plantes

à bourgeons accidentels (*Bryonia dioica*, *Lychnis dioica*, *Rubus cæsius*).

Ces deux groupes de plantes doivent être rapprochés, parce que les tiges radicales constituent, dans l'un et l'autre cas, comme une régénération de l'individu, n'intervenant qu'en cas de nécessité absolue.

Nous devons remarquer que la plupart des plantes à racines bourgeonnantes sont vivaces; cette propriété est une condition même de durée pour certaines; ce sont toutes celles à bourgeons évoluant naturellement. Parmi celles à bourgeons expectants, la plupart sont également vivaces par le moyen de rhizomes ou de souches; mais si ces organes de conservation viennent à disparaître, les racines peuvent alors, dans certaines limites, assurer la conservation de l'individu (*Geranium sanguineum*, *Euphorbia silvatica*). Quant aux espèces simplement bisannuelles, des fragments de racines restés vivants peuvent, par l'évolution des bourgeons qu'elles portent, en prolonger l'existence au delà de la durée habituelle (*Isatis tinctoria*, *Alliaria officinalis*). Comme il résulte de l'ensemble de mes observations, la tige issue d'un bourgeon radical est, chez les plantes à bourgeons expectants, sensiblement équivalente à la tige primordiale d'une germination; une pareille tige, véritable régénération, est donc capable, théoriquement, de fournir une deuxième phase complète de végétation; cependant ces tiges, par suite de leur origine, sont particulièrement frêles et délicates et peuvent entièrement périr l'année où elles sont nées, sans avoir fleuri et sans laisser aucun organe de conservation.

Enfin, nous pouvons diviser les plantes dont nous nous occuperons dans ce chapitre en deux catégories, suivant le mode d'apparition des bourgeons. Chez la plupart, les bourgeons naissent à la surface des racines, groupés régulièrement en disposition isostique ou diplostique, suivant le nombre des faisceaux ligneux (*Geranium sanguineum*, *Reseda lutea*, *Lychnis dioica*); chez les autres (et ce sont

toutes des plantes à bourgeons accidentels), les bourgeons radicaux se forment sur l'aire de la section comme il arrive chez beaucoup de végétaux ligneux ; ce cas se rencontre surtout lorsque les racines sont tuberculeuses ou très charnues (*Pimpinella magna*, *Bryonia dioica*).

1. Geranium sanguineum.

A. — Morphologie externe.

Le *Geranium sanguineum*, tel qu'on le rencontre habituellement, présente des tiges droites et vigoureuses, rougeâtres et velues, d'une hauteur de 2 à 3 décimètres, très ramifiées, portant des feuilles opposées à stipules membraneuses (Pl. I, fig. 1) ; la tige est enterrée à sa base, elle émerge du sol par une région épaisse et subérifiée. Les feuilles sont très découpées, formées de sept lobes principaux, profondément divisés eux-mêmes ; le pétiole est très velu, ainsi que la face inférieure du limbe ; la face supérieure l'est moins si l'on en excepte les bords. Ces tiges tirent leur origine de rhizomes. Ceux-ci émettent des racines adventives de forme assez caractéristique ; elles sont légèrement étranglées à leur naissance, puis se renflent en une région très charnue et se terminent par une transition brusque en une région filiforme beaucoup plus longue que la partie renflée. La base de la racine produit normalement de nombreux bourgeons adventifs, rares au contraire au commencement de la région filiforme et disparaissant un peu plus loin.

Les bourgeons sont disposés suivant la règle diplostique en quatre rangées, car la racine ne possède que deux faisceaux ligneux. A peine ont-ils percé l'écorce que leur développement s'arrête ; ils forment alors simplement de petites saillies à la surface des racines.

Ayant observé ces bourgeons, j'examinai un grand nombre de pieds, dans le jardin du laboratoire de Biologie

végétale à Fontainebleau, avec l'espoir de trouver quelques tiges feuillées d'origine radicale ; mes recherches, pendant l'été de 1899, furent vaines. L'année suivante, je remarquai, au milieu du terrain que j'avais fouillé précédemment, un certain nombre de tiges d'aspect caractéristique, à feuilles alternes, présentant une grande analogie avec les tiges issues de germination que je possédais en abondance à cette époque. Je recherchai alors l'origine de ces tiges et je m'aperçus qu'elles provenaient toutes de racines charnues, isolées, identiques aux racines adventives des rhizomes. Dans mes recherches de l'année précédente, j'avais mutilé un certain nombre de plantes, isolant, sans intention, tantôt une racine, tantôt un menu fragment de rhizome portant une racine ; j'avais donc formé de véritables boutures de racines qui m'avaient fourni les pousses à feuilles alternes. Je pus recueillir une trentaine de ces tiges parmi lesquelles trois ou quatre au plus avaient les feuilles alternes à la base et opposées aux nœuds supérieurs ; toutes les autres avaient des feuilles alternes sur toute leur longueur (Pl. 1, fig. 2).

Je me suis alors demandé si de pareilles pousses se produisent naturellement, et, comme cette plante croît en abondance dans la forêt de Fontainebleau, j'ai pu examiner un nombre considérable de pieds ; je n'ai réussi, malgré cela, à y découvrir une seule tige à feuilles alternes ; de plus, toutes les tiges à feuilles opposées que j'ai déterrées tiraient leur origine de rhizomes. Il est donc légitime de conclure que la disposition oppositifoliée caractérise les rameaux issus des rhizomes, comme la disposition alternifoliée caractérise les tiges d'origine radicale ; de plus, on doit considérer la production de ces dernières, comme un moyen que possède la plante de se régénérer, lorsqu'elle n'a plus à sa disposition de bourgeons normaux.

Pour fixer les caractères des diverses tiges, j'ai donc comparé la tige d'origine radicale d'une part, avec les tiges nées sur les rhizomes, d'autre part, avec la tige primordiale,

c'est-à-dire provenant du développement de la gemmule.

Au point de vue morphologique, la tige née sur une racine est plus grêle et moins longue que la tige issue du rhizome : sa hauteur ne dépasse pas 2 décimètres ; ses entre-nœuds sont plus courts, en moyenne 3 centimètres au lieu de $4^{cm},5$; à chaque nœud la tige change brusquement de direction, s'inclinant en sens inverse de la feuille ; son aspect rappelle assez bien une cyme hélicoïde ; enfin les poils qui couvrent sa surface sont moins abondants et moins fins que chez les pousses aériennes des rhizomes. L'axe principal n'est pas ramifié ; il présente, à la base, une partie souterraine assez épaisse et subérifiée ; les feuilles, à pétiole grêle, présentent sept lobes comme les feuilles normales, mais ces lobes sont moins aigus et moins découpés. Ces tiges sont stériles.

La plante en germination présente au début une racine principale assez grêle, qui fait suite à un axe hypocotylé renflé, surmonté de deux cotylédons bilobés. Le passage de la racine à la tigelle se fait sans transition ménagée de diamètre. Plus tard, l'axe hypocotylé s'allonge sans beaucoup grossir, les cotylédons grandissent, leur forme bilobée s'accentue ; puis la gemmule devient plus visible, commence à s'épanouir ; elle fournit une première feuille à pétiole très allongé, très grêle, généralement à sept lobes entiers arrondis, quelquefois à cinq ; cette première feuille naît presque au même niveau que les cotylédons. Peu à peu, la plante devient plus vigoureuse ; la deuxième feuille se forme longtemps après la première, mais le premier entre-nœud est très court ; les suivants sont au contraire allongés, séparés par des feuilles alternes à sept lobes arrondis, plus ou moins divisés pour les feuilles supérieures. Au bout de la saison, la plante présente au plus sept à huit entre-nœuds assez courts, grêles, à direction variable d'un entre-nœud au suivant et ne dépasse guère 1 décimètre.

En somme, la tige née sur une racine est intermédiaire entre la tige primordiale et celle née de rhizome par sa

taille et ses caractères morphologiques. Elle se rapproche de la première par son port, la longueur de ses entre-nœuds, la disposition des feuilles, le manque de rameaux; son origine souterraine, la différenciation du limbe de la feuille fournissent des analogies avec la seconde.

Feuilles successives de la plante en germination (fig. 1). — Le cotylédon quoique bilobé possède 5 nervures principales à disposition palmée; c'est le point de départ d'une subdivision du limbe en 5 lobes réalisée dans les écailles

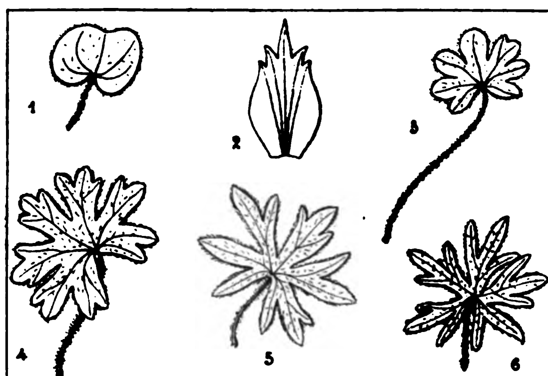


Fig. 1. — *Geranium sanguineum.* — 1, cotylédon; 2, écaille de rhizome; 3, feuille primordiale à sept lobes; 4, feuille la plus évoluée de la tige principale; 5, feuille d'un rejet de racine; 6, feuille d'une pousse de rhizome.

des rhizomes, à disposition alterne; le type à 5 lobes se retrouve quelquefois dans la feuille qui suit les cotylédons; mais en général celle-ci possède déjà 2 petits lobes supplémentaires nés aux dépens des lobes latéraux inférieurs, et innervés par des rameaux des nervures de ces lobes; dans les feuilles suivantes de la tige principale, les 2 lobes inférieurs s'individualisent et leurs nervures semblent alors provenir directement de l'épanouissement des faisceaux pétiolaires; en même temps les 5 lobes de formation primitive commencent eux-mêmes à se subdiviser en lobules; de sorte que la feuille la plus évoluée de la plante d'un an possède un limbe uniforme découpé en 7 lobes principaux subdivisés eux-mêmes en 3 lobules au maximum; lobes et

lobules sont arrondis. La feuille rappelle dans son ensemble celle du *Geranium rotundifolium*.

Les feuilles de la pousse radicale présentent en général 7 lobes principaux très aigus, beaucoup plus profondément découpés, subdivisés eux-mêmes en lobules secondaires aigus; mais la subdivision ne porte souvent que sur les lobes du sommet. L'aspect général est plus simple que celui des feuilles des tiges nées sur les rhizomes; celles-ci, à leur maximum de complication, possèdent 7 lobes très profondément découpés, très aigus, tous subdivisés en 3 lobules. Il est d'ailleurs possible de trouver sur les diverses tiges, toutes les transitions entre les types décrits.

B. — ANATOMIE.

1° *Tiges diverses*. — Chez la tige issue du rhizome, l'écorce est formée de 5 à 6 assises de cellules; les cellules de l'assise hypodermique se distinguent par leur taille un peu plus considérable, leur régularité et l'épaisseur de leurs parois; au-dessous se trouvent 3 à 4 assises de petites cellules, à parois moyennement épaissies, puis enfin l'endoderme bien différencié, à cellules plus grandes, aplaties tangentiellement, légèrement lignifiées.

Le cylindre central est limité extérieurement par un anneau continu de fibres péricycliques, à parois lignifiées, très épaissies, surtout pour les cellules les plus extérieures; on peut alors distinguer dans la paroi des zones d'inégale réfringence. Les faisceaux libéroligneux sont de deux sortes : les plus grands ont un liber très développé, convexe du côté de la moelle, ce sont les faisceaux caulinaires; les plus petits ont un liber moins épais, concave ou plan du côté de la moelle, ce sont les faisceaux foliaires. Le maximum d'épaisseur de la couche péricyclique correspond aux gros faisceaux, et le minimum aux petits; souvent il se forme un bourrelet de fibres faisant saillie vers l'intérieur du liber des faisceaux caulinaires..Ceux-ci présentent

des vaisseaux du bois, beaucoup plus gros que chez les faisceaux foliaires; enfin, on remarque à l'extrémité du bois de tous les faisceaux de petites cellules parenchymateuses assez abondantes représentant la zone périmédullaire; la moelle est formée de cellules grandes à parois minces.

Le nombre normal des faisceaux est de 8: 4 faisceaux caulinaires alternant avec 4 faisceaux foliaires; mais, à la base de la tige, leur nombre est extrêmement variable, ainsi que leurs dimensions; il peut s'élever à 15 et change d'un entre-nœud au suivant, Les faisceaux caulinaires peuvent être plus de 4; mais il y a surtout des faisceaux foliaires surnuméraires, 2 faisceaux caulinaires pouvant être séparés par 2 ou 3 faisceaux foliaires. La réduction des faisceaux caulinaires au nombre de 4 s'opère très rapidement, mais les faisceaux foliaires surnuméraires persistent dans les entre-nœuds d'ordre plus élevé; ainsi vers le 3e entre-nœud, il n'y a plus que 4 faisceaux caulinaires, alors qu'on compte encore 6 ou 7 faisceaux foliaires très irréguliers comme taille. Ce n'est que vers le 6e entre-nœud qu'on trouve la disposition typique des 8 faisceaux alternants et elle demeure dès lors constante.

La tige de la pousse radicale se distingue par un épiderme fortement collenchymateux, un hypoderme à parois tangentielles très épaissies, par la réduction du nombre des assises de l'écorce et leurs plus grandes dimensions.

L'endoderme est assez net; l'anneau de fibres péricycliques est moins épais que dans la tige précédente, et les fibres elles-mêmes ont une paroi plus mince; le liber est nettement collenchymateux. Les faisceaux caulinaires et foliaires se distinguent par les mêmes caractères que tout à l'heure; cependant les deux sortes de faisceaux diffèrent moins par leur taille et par la dimension des vaisseaux qui constituent leur bois; la région des petites cellules périmédullaires est plus réduite, surtout vis-à-vis des faisceaux caulinaires et chaque faisceau montre un endoderme

particulier mieux différencié; enfin la moelle est formée de cellules plus grandes et à parois cellulosiques plus épaisses. Ces caractères peuvent se résumer en disant qu'il y a une diminution des éléments lignifiés et une augmentation des éléments collenchymateux.

Le nombre normal des faisceaux est de 6, 3 faisceaux caulinaires alternant avec 3 faisceaux foliaires; il y a quelquefois à la base de la tige dédoublement de certains faisceaux foliaires, ce qui augmente le nombre total des faisceaux; mais la réduction des éléments supplémentaires s'opère très rapidement; vers le 3e entre-nœud, le nombre des faisceaux est normal et demeure constant à partir de cette région.

La tige principale présente un épiderme à cellules plus grandes, très aplaties; le nombre total des assises de l'écorce est de 3 à 4, inférieur à celui que nous avons trouvé pour les autres tiges; les cellules de ces assises sont relativement grandes et de taille presque égale; l'endoderme est beaucoup moins net que précédemment; le péricycle est encore moins épais, formé d'éléments à parois beaucoup plus minces dans lesquelles on ne distingue plus de zones d'inégale réfringence. Les faisceaux caulinaires ou foliaires sont de taille presque égale (1), possèdent des

(1) L'atténuation de la différence de taille entre les faisceaux caulinaires et foliaires est très caractéristique, comme il ressort des mesures suivantes :

	LONGUEUR du faisceau caulinaire.	LONGUEUR du faisceau foliaire.	DIFFÉRENCE.
Tige née d'un rhizome..... 4e entre-nœud.	308 μ	182 μ	126 μ
Tige née sur racine....... 4e entre-nœud.	280 μ	196 μ	84 μ
Tige principale........... 4e entre-nœud.	140 μ	84 μ	56 μ

vaisseaux du bois de calibres peu différents; les deux sortes de faisceaux se distinguent encore ici par la forme et la dimension de l'îlot libérien; le liber est faiblement collenchymateux, la zone périmédullaire assez abondante; les endodermes partiels des faisceaux sont extrêmement nets.

2° *Pétiole et limbe.* — Les pétioles des feuilles, quelles que soient les tiges qui les portent, possèdent toujours 4 faisceaux libéroligneux au sommet et 3 faisceaux à la base, sauf chez les deux feuilles primordiales où ils conservent 3 faisceaux dans toute leur longueur et chez les cotylédons où ils sont bifasciculés. Alors que dans les pétioles cotylédonaires, les faisceaux se touchent presque par la pointe du bois et qu'on peut facilement distinguer la zone qui correspond au méristème vasculaire, dans les autres pétioles, les faisceaux sont écartés les uns des autres et plongés dans un parenchyme d'apparence homogène quoiqu'il représente d'une part la région corticale, d'autre part une partie du méristème vasculaire. La partie parenchymateuse est plus développée dans les pétioles des feuilles de la tige principale et, en particulier, dans les pétioles des feuilles primordiales.

Au point de vue de la structure du limbe, il y a d'ailleurs peu de différences à signaler entre les feuilles d'origines diverses.

En résumé (1), la tige issue d'une racine rappelle la tige principale par son port, ses feuilles alternes, la disposition des faisceaux; elle s'en distingue par la différenciation du limbe de la feuille, poussée presque aussi loin que chez les tiges issues d'un rhizome. Ces dernières constituent le mode normal de multiplication de la plante et se distinguent par une structure plus compliquée, une différenciation plus profonde des tissus; elles sont caractérisées par leurs feuilles opposées, leurs entre-nœuds allongés, la présence

(1) Ces résultats ont déjà été consignés dans une note présentée à l'Académie des sciences. — Marcel Dubard, *Sur le polymorphisme des tiges chez une même espèce* (C. R. A. S., 26 nov. 1900).

de nombreux faisceaux à la base se réduisant à 8 pour les entre-nœuds supérieurs.

2. Reseda lutea.

Cette espèce vivace présente presque toujours sur la racine principale et les radicelles des bourgeons adventifs qui restent en général expectants; le sectionnement de la tige les fait rapidement évoluer en tiges feuillées à n'importe quelle époque de la saison de végétation. Ces tiges sont glabres, grêles, à entre-nœuds allongés, sans ramifications. Les feuilles, par leur forme, offrent toutes les transitions entre des feuilles entières et les feuilles les plus compliquées de cette espèce, pinnatifides d'abord, ensuite plurilobées; celles de la base sont entières, glabres comme les feuilles primordiales, mais beaucoup plus allongées qu'elles; les suivantes ont un limbe plus ou moins découpé, puis les lobes s'accusent, mais demeurent toujours plus arrondis que dans les feuilles normales; il n'y a pas à proprement parler de pétiole, le limbe étant décurrent, souvent même par une zone assez large jusqu'à l'insertion de la feuille. En somme, les feuilles du rejet de la racine sont encore ici vraiment intermédiaires entre les feuilles de la tige primordiale et celles des tiges florifères.

Les caractères anatomiques rapprochent aussi le rejet de la tige issue de graine et l'éloignent de la tige florifère. Les différences les plus saillantes que présente une tige d'origine radicale, par rapport à une tige florifère consistent dans le développement plus considérable de l'écorce, la réduction de la zone externe chlorophyllienne de ce tissu, les plus grandes dimensions des cellules de la zone interne, la faible différenciation de l'endoderme et du péricycle.

Les formations primaires libéroligneuses sont très minimes, le bois primaire se réduit à quelques vaisseaux, répartis un peu partout autour de la moelle, sans dessiner à proprement parler de faisceaux nets, à pointe saillante;

la zone périmédullaire est peu considérable. Par contre l'assise génératrice fonctionne de bonne heure, mais la différenciation des tissus conducteurs secondaires ne suit que de loin l'apparition des cloisonnements; les vaisseaux seuls sont lignifiés dans le bois secondaire; enfin la moelle est réduite.

3. Viola elatior.

La plante d'un an provenant de germination présente une tige d'environ 2 décimètres, dressée; cette tige est creusée le long de chaque entre-nœud d'une dépression correspondant à l'insertion de la feuille du nœud inférieur et se continuant entre deux nœuds consécutifs ; d'un entre-nœud au suivant les cannelures alternent suivant la disposition des feuilles ; les entre-nœuds basilaires sont très courts ; ils portent des feuilles de forme générale arrondie, en cœur à la base, finement crénelées ; à mesure qu'on s'élève le long de la tige, le limbe s'allonge et se termine en pointe plus accusée ; les nervures sont de plus en plus saillantes sur la face inférieure, le pétiole de plus en plus long; les stipules des premières feuilles sont petites, leur taille s'accroît pour les suivantes et elles atteignent en définitive la moitié de la longueur du pétiole. Les bourgeons axillaires inférieurs se développent de bonne heure, donnant des rameaux courts portant des bouquets de petites feuilles; la racine est grêle, très chevelue ; des bourgeons adventifs se forment sur la région basilaire et aussi parfois sur les plus grosses radicelles ; ils n'évoluent que par sectionnement total de la tige et donnent naissance soit l'année même, soit la suivante, à de petites tiges de 6 à 7 centimètres, courtes, arrondies, portant de petites feuilles se rapprochant beaucoup des feuilles primordiales, dépourvues de stipules et subissant le long de la tige une évolution de forme plus lente que sur la tige principale.

Au point de vue anatomique, signalons chez le rejet de racine, la forme arrondie des coupes, l'abréviation des for-

mations primaires, la précocité des formations secondaires et leur abondance, la réduction de la moelle, l'exagération de l'écorce. Ces caractères sont plus accusés par rapport à la tige primordiale que dans les espèces précédentes.

4. Brassica oleracea.

Quoique cette plante soit bisannuelle, elle présente assez souvent des bourgeons, dès la première année, sur la racine principale; ceux-ci, en général, n'évoluent pas; pour les forcer à se développer, j'ai opéré le sectionnement de la tige, en me servant de jeunes plantes âgées de deux mois. La tige est encore à ce moment peu développée, mais la racine est déjà très robuste; elle fournit alors des amas serrés de bourgeons radicaux qui évoluent immédiatement en tiges feuillées; celles-ci poussent étiolées puisqu'elles se forment à une certaine profondeur dans le sol; leur végétation est précaire et dure peu, car elles commencent à périr dès qu'elles atteignent la surface. L'abondance des tiges qui se développent en une même région est certes pour quelque chose dans leur fragilité, mais il est, d'outre part, bien difficile de supprimer des bourgeons adventifs pour n'en favoriser qu'un petit nombre. L'époque du sectionnement ne paraît pas indifférente à la réussite de l'opération, car des expériences tentées sur des individus plus âgés n'ont fourni d'autre résultat que de faire pourrir les racines sans qu'elles aient donné de pousses. Les jeunes rejets présentent naturellement tous les caractères de plantes étiolées, puisqu'ils se développent à l'abri de la lumière ; la tige est épaisse, cassante, les feuilles ont un pétiole allongé, un limbe réduit; elles naissent sur la tige d'une façon très irrégulière, tantôt isolément, tantôt par deux ou trois au même niveau.

Au point de vue anatomique, j'ai comparé les rejets à des tiges de même âge issues de germination ; ils se distinguent par une écorce relativement plus épaisse, la moindre diffé-

renciation et lignification des éléments de soutien : péricycle, zone périphérique de la moelle. L'assise génératrice libéroligneuse est précoce et donne rapidement une couche épaisse de méristème secondaire; la différenciation des tissus est au contraire tardive et se produit d'abord à l'endroit des faisceaux primaires.

La disposition des faisceaux à la caractéristique (1) mérite d'être signalée. Chez la feuille de la tige primordiale on trouve 3 gros faisceaux et 2 petits fascicules latéraux. Les gros faisceaux sont formés chacun de 3 à 4 fascicules disposés suivant les branches d'un U ; la région externe des fascicules composants est très collenchymateuse; les pointes du bois plongent dans un tissu également collenchymateux (Pl. III, fig. 33); chez la feuille du rejet, il y a 5 faisceaux principaux et 2 petits accessoires ; chaque gros faisceau n'est formé que 2 fascicules ayant leur bois en regard; le collenchyme dorsal est beaucoup moins épais; l'interne n'existe plus (Pl. III, fig. 32).

5. Isatis tinctoria.

En ce qui concerne le développement des bourgeons radicaux, cette espèce bisannuelle est très comparable à la précédente ; souvent, dès la première année, apparaissent sur le tiers supérieur de la racine principale des bourgeons en touffes serrées qui demeurent presque toujours expectants. L'opération du sectionnement a pour effet de les faire évoluer et même d'en provoquer la formation s'ils n'existaient auparavant; elle réussit même lorsqu'elle est faite tardivement, ce qui, nous l'avons vu, n'avait pas toujours lieu avec le Chou.

Les tiges d'origine radicale comprimées les unes contre

(1) Je désigne par *caractéristique* la coupe pratiquée dans le pétiole immédiatement au-dessous du limbe. Ce terme a été employé par M. Petit, dans sa thèse de doctorat, *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie*, 1887.

les autres se nuisent réciproquement et n'ont qu'une végétation précaire; leur longueur est à peu près réglée par la profondeur à laquelle elles naissent et je n'en ai guère obtenu dépassant 10 centimètres. Assez grêles à leur sortie de la racine, leur diamètre augmente rapidement; leur partie basilaire est généralement plus ou moins contournée et porte de véritables écailles. Les pousses viennent s'épanouir à la surface du sol en une rosette de 5 à 6 feuilles bien développées. Celles-ci sont glabres comme les feuilles primordiales; elles ont un limbe plus allongé, un pétiole plus aplati.

Au point de vue anatomique, j'ai comparé ces rejets avec des tiges de même âge provenant de germination; les différences sont les mêmes que chez le Chou. Pour les rejets : écorce plus épaisse, moelle réduite; absence presque complète de fibres péricycliques, pointes du bois primaire peu saillantes, méristème secondaire libéroligneux précoce, épais, mais à différenciation tardive, moelle non lignifiée.

Quant au pétiole des feuilles, il se distingue surtout par un morcellement des éléments vasculaires en des faisceaux plus nombreux et plus petits.

6. Alliaria officinalis.

Sous notre climat, l'Alliaire est d'une façon presque absolue une plante bisannuelle. Les graines lèvent au printemps, rarement à l'automne ; la première année la tige principale reste très courte ; la gemmule différencie seulement un bouquet de grandes feuilles cordiformes, découpées sur les bords de grosses dents arrondies; les bourgeons axillaires ne se développent pas; toutes les matières élaborées par les feuilles sont donc mises en réserve dans la racine principale qui, pour cette raison, devient assez charnue : c'est surtout dans l'écorce que se dépose l'amidon de réserve, mais on en trouve aussi dans le parenchyme ligneux. On n'observe pas en général de bourgeons radicaux la pre-

mière année; cependant en sectionnant la tige assez tard pour que la racine ait déjà accumulé suffisamment de matériaux, on voit apparaître des bourgeons de remplacement; leur évolution est forcément très limitée, puisqu'on ne peut pratiquer l'opération que tardivement.

De bonne heure, l'année suivante, la végétation reprend; les pousses de deuxième année sont déjà grandes et les fleurs formées, à l'époque où germent les graines. La tige principale, provenant de la gemmule, restée très courte la première année, s'accroît très rapidement dès le début et fournit sur toute sa longueur des feuilles plus petites que les précédentes, mais de forme plus évoluée, à denticulations aiguës, terminées en pointe, au lieu d'avoir une forme générale arrondie; l'inflorescence apparaît bientôt et la plante achève son développement par croissance intercalaire. Cette végétation très active épuise rapidement les réserves des racines. C'est peu après l'apparition des premières feuilles que percent les bourgeons radicaux; gros et peu différenciés, ils restent normalement expectants.

Si, pour une raison quelconque, le bourgeon terminal a été détruit pendant la première année, la plupart des bourgeons axillaires des feuilles qu'il avait fournies se développent et la plante devient une véritable touffe de tiges, beaucoup moins vigoureuses que lorsqu'il n'y a qu'une tige unique; dans ce cas, assez fréquemment, l'activité de la racine augmente et quelques bourgeons radicaux peuvent évoluer donnant un bouquet de petites feuilles arrondies, cordiformes, semblables aux feuilles primordiales, mais de taille très inférieure. Enfin on obtient le maximum de développement des bourgeons radicaux en supprimant toute la tige dès le début de la deuxième période de végétation, avant que la croissance des organes normaux ait épuisé les racines. Cependant la vigueur des bourgeons de remplacement est encore très relative; ils fournissent de petites pousses qu'on peut considérer comme

une réduction des plantes de première année, mais qui n'ont pas l'activité nécessaire pour reconstituer des réserves et fleurir l'année suivante. Elles disparaissent pendant l'hiver, les racines pourrissent et l'individu est détruit définitivement. Si l'on opère trop tard le sectionnement des tiges, par exemple au commencement d'avril, les racines sont déjà trop épuisées pour que leurs bourgeons évoluent.

Enfin la plante ayant parcouru un développement normal et mûri ses graines, il peut arriver que des radicelles dont les réserves sont suffisantes fournissent encore quelque rejet la troisième année, prolongeant ainsi, mais d'une façon très précaire, la vie de la plante.

7. Pimpinella magna.

Les racines de cette plante ne donnent pas normalement de bourgeons; cependant, si l'on vient à supprimer complètement la tige, en coupant la racine au-dessous du collet, il ne tarde pas à apparaître bientôt sur la section un ou plusieurs bourgeons de remplacement. Les bourgeons sont donc accidentels, ils ne se forment que par nécessité et doivent par suite évoluer immédiatement pour prolonger l'existence de la plante.

Voici dans quelles conditions j'ai réalisé cette expérience : de jeunes plants provenant de semis sont obtenus au printemps de façon qu'ils puissent se développer pendant tout le cours de la saison ; à la fin de celle-ci, je choisis trois pieds aussi comparables que possible; l'un est conservé dans l'alcool comme terme de comparaison, le second, opéré comme je l'ai indiqué plus haut, le troisième laissé intact. Pendant l'hiver, les feuilles de celui-ci se flétrissent, mais le bourgeon terminal, qui s'est à peine développé pendant la première année, passe à l'état de vie latente, et au printemps suivant, pousse de nouvelles feuilles; d'autre part la plante opérée a, sur l'aire de la section, donné deux bourgeons qui différencient bientôt leurs feuilles.

Il y a analogie complète entre les feuilles fournies par un bourgeon de remplacement et par la tige primordiale; les feuilles de seconde année sont au contraire d'une forme plus compliquée.

La première année on trouve, à la base de la tige, de petites feuilles de forme générale arrondie présentant une subdivision peu accentuée en trois lobes; chacun d'eux est de nouveau divisé par d'assez larges denticulations terminées en pointe aiguë; dans les feuilles suivantes, la lobation s'accentue et finit par atteindre la nervure principale; on passe donc à une feuille composée de trois folioles, la terminale s'écartant de plus en plus des deux autres (fig. 2).

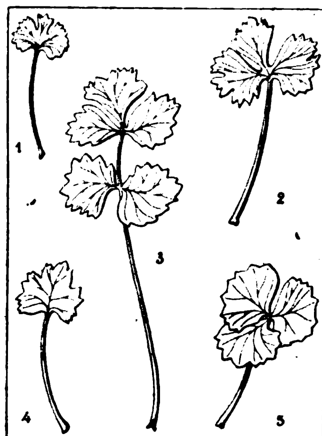


Fig. 2. — *Pimpinella magna.* — 1, feuille primordiale; 2, feuille de la plante d'un an issue de graine; 3, feuille de deuxième année; 4, feuille de la base de la pousse radicale; 5, feuille normale de la pousse radicale.

La deuxième année, les premières feuilles qui se différencient sont à peu près du type précédent à trois folioles, mais la foliole terminale devient nettement trilobée, puis, la découpure s'accentuant, cette foliole se décompose elle-même en trois autres; le type normal des feuilles de la deuxième année est donc fourni par ces feuilles à cinq folioles.

Au contraire, les bourgeons de remplacement fournissent d'abord des feuilles presque entières, puis des feuilles à lobes plus profonds, puis des feuilles trifoliolées, sans cependant atteindre à la différenciation maxima de la plante de première année; d'ailleurs les bourgeons sont restés beaucoup plus chétifs que la gemmule; le nombre des feuilles développées est sensiblement le même, mais les pétioles sont beaucoup plus grêles, plus courts, les limbes sont moins grands, moins épais, et moins découpés.

Toutes les feuilles unifoliolées présentent trois faisceaux libéroligneux à la caractéristique ; il en est de même des feuilles trifoliolées de la plantule d'un an ; les feuilles à trois folioles du rejet ont trois faisceaux principaux, possédant, comme les précédents, chacun un canal sécréteur dorsal, plus deux fascicules sans canal sécréteur ; les feuilles à cinq folioles de deuxième année présentent cinq faisceaux avec canaux sécréteurs correspondants.

8. Bryonia dioica.

Cette espèce ne présente que des bourgeons accidentels ; ils se forment comme ceux de *Pimpinella magna* sur l'aire de la section et jamais à la surface des racines. La racine principale est pivotante et se renfle très rapidement ; trois mois environ après le début de la germination, les réserves accumulées sont déjà suffisantes pour rendre possible la production de tiges adventives de remplacement après sectionnement. Si l'opération est trop précoce cependant, elle n'a d'autre résultat que de faire périr la plante ; d'autre part, si on la pratique à la fin de la première période de végétation, alors que toutes les réserves sont constituées, les tiges de remplacement n'apparaissent qu'au printemps suivant et sont dans ce cas plus vigoureuses ; l'opération réussit alors dans des conditions mêmes désavantageuses, par exemple après extraction et repiquage de la racine.

On obtient en général plusieurs bourgeons de remplacement, en nombre variable suivant l'aire de la section transversale de la racine ; presque toujours l'un d'eux prend la prédominance sur les autres et acquiert seul un certain développement.

Étant données la grande surface de la section de la racine et la multiplicité des tiges radicales, chaque tige n'est en relation qu'avec une faible partie des éléments vasculaires de la racine, tandis que chez la tige issue de germination le système conducteur est en continuité avec

celui de la racine tout entier. Aussi les rejets présentent-ils une différenciation très inférieure. Au point de vue morphologique, leur tige est grêle, peu velue, point ramifiée alors que la tige primordiale présente des rameaux à plusieurs de ses nœuds basilaires; les feuilles se distinguent, par un pétiole plus long, un limbe plus mince, à nervures beaucoup moins saillantes, lobes peu accusés, poils rares; si la forme des premières feuilles est la même que celle des feuilles primordiales, leur évolution morphologique le long de la tige est beaucoup plus lente que sur la tige née de germination.

Au point de vue anatomique la tige d'origine radicale marque son infériorité par les proportions des divers tissus; l'écorce est plus épaisse, le cylindre central réduit; par les dimensions plus considérables des cellules épidermiques, corticales et médullaires; par la réduction du collenchyme et surtout du sclérenchyme péricyclique; celui-ci se compose de quelques groupes espacés de deux à trois cellulles chacun, alors que chez la tige de germination il forme un anneau continu; enfin les faisceaux vasculaires sont moins nombreux et se distinguent par deux caractères très nets : 1° le bois est excessivement réduit et comprend dans chaque faisceau de deux à quatre petits vaisseaux, au lieu que chez la tige primordiale ces éléments sont beaucoup plus nombreux et en moyenne de diamètre beaucoup plus grand; 2° les faisceaux, qui, chez cette espèce, sont bicollatéraux, ont un liber supplémentaire très réduit; ils sont donc asymétriques tandis que chez la tige primordiale ils sont à peu près symétriques, le liber normal étant à peu près équivalent au liber interne (Pl. IV, fig. 3 et 4).

9. Pulmonaria angustifolia.

Je considère cette espèce comme donnant des bourgeons radicaux accidentels; jusqu'à présent cette propriété des racines n'avait pas été signalée chez cette plante. M. Jodin,

au cours d'une étude d'ensemble sur les Borraginées, ayant eu l'occasion de déterrer un grand nombre de pieds de Pulmonaires, en a rencontré quelques-uns dont les racines portaient des bourgeons évolués; ces premières observations nous ayant donné l'idée d'isoler des fragments de racines, nous avons pu faire apparaître et développer sur eux des bourgeons à volonté. Ce cas se rapproche donc beaucoup de celui du *Geranium sanguineum* ; comme dans cette espèce, la multiplication normale a lieu par rhizome et les tiges d'origine radicale ne se développent qu'en cas de nécessité. Cependant la formation des bourgeons expectants a lieu d'une façon constante chez le Géranium, tandis que les observations très rares de bourgeons chez la Pulmonaire permettent de croire que ces bourgeons y sont accidentels, d'autant plus qu'ils ont toujours été trouvés en période de développement, jamais à l'état expectant. Ils se seraient donc formés par suite de conditions spéciales, défavorables à la végétation normale du rhizome.

Les pousses radicales se forment vers la fin de l'été ou au commencement de l'automne; elles périssent probablement l'hiver, car nous n'avons pu rencontrer au printemps de pieds fleuris ayant cette origine. Elles se reconnaissent facilement, car elles sont beaucoup plus grêles que les pousses des rhizomes et présentent un moins grand nombre de feuilles; celles-ci sont plus petites que les feuilles normales, moins larges, assez longuement pétiolées; la racine se détruit d'abord dans la région antérieure par rapport au rejet, puis quelques racines adventives se forment à la base de la tige et, la racine mère continuant à se détruire, la pousse se trouve assez rapidement isolée (Pl. I, fig. 6).

10. Rubus cæsius.

Les rejets de racines se rencontrent très rarement chez cette espèce; aussi je pense qu'il faut y considérer les bourgeons radicaux comme accidentels, puisqu'en outre ils

ne se forment que dans des circonstances où leur évolution paraît nécessaire.

Au point de vue du développement et de l'aspect extérieur, il y a une grande analogie entre ces rejets radicaux et les plantes provenant de germination. Des tiges de même âge ont à peu près la même taille et le même nombre de feuilles alors que les pousses issues des souches grandissent beaucoup plus vite et acquièrent une longueur sept à huit fois plus considérable. La tige radicale porte à la base de deux à quatre grandes feuilles simples très comparables aux feuilles primordiales qui suivent les cotylédons. Elles sont incisées-dentées sur toute leur périphérie ; seulement deux crénelures plus profondes esquissent déjà la forme à trois folioles des feuilles définitives. Ensuite apparaissent les premières feuilles composées, tandis que sur les pousses des souches, les feuilles sont composées dès la base. La transition des feuilles simples aux feuilles composées est d'ailleurs plus progressive sur la tige issue de la germination que sur celle d'origine radicale, la lobation s'accentuant de plus en plus jusqu'à atteindre la nervure principale.

Chez la plante née d'une graine, les pétioles des feuilles sont plus gros et plus courts, il en est de même des entrenœuds ; tige et pétioles sont aussi plus velus et portent des aiguillons plus vigoureux ; enfin le caractère distinctif le plus saillant provient du développement très précoce des bourgeons axillaires, alors que l'activité de la plante se réduit presque uniquement, chez le rejet de racine, à l'axe principal, pour ces différentes raisons, ce dernier se présente donc avec un aspect général plus grêle que la plante de germination.

Au point de vue anatomique, il y a encore de grandes analogies entre ces deux sortes de tiges et des différences très sensibles avec les rejets des souches. Ce sont d'abord l'épaisseur plus considérable de l'écorce et la réduction de la moelle qui rapprochent la tige née de racine, de celle née

de la gemmule et les éloignent des tiges issues de souches. Chez les premières tiges, l'épiderme est doublé de deux à trois assises collenchymateuses, puis viennent ensuite des cellules beaucoup plus grandes à parois minces dont la dernière assise peu régulière est l'endoderme ; après nous trouvons la région externe du péricycle dans laquelle naît l'assise subérophellodermique, puis viennent des fibres péricycliques formant un anneau peu épais (un à trois rangs de cellules), discontinu ; entre les différents arcs scléreux sont des cellules plus larges, à parois minces, plus ou moins faiblement sclérifiées, correspondant aux rayons médullaires. Le liège péricyclique est d'ailleurs plus précoce chez la tige primordiale.

Chez une tige issue de souche, l'écorce est réduite à quatre assises de cellules en moyenne, aplaties tangentiellement, collenchymateuses ; l'endoderme, dont les cellules sont plus grandes que celles des assises voisines devient par cela même beaucoup plus net ; les cellules intercalaires placées entre les arcs fibreux du péricycle sont toujours très fortement lignifiées, bourrées de grains d'amidon.

Il n'y a pas de disproportion sensible entre le développement du liber et du bois chez les diverses tiges ; seulement chez la tige primordiale et la tige issue de racine, les rayons médullaires sont plus larges et, dans le bois, les vaisseaux seuls sont lignifiés. Chez les rejets des souches, les rayons médullaires renferment d'abondantes réserves d'amidon et tout le bois primaire et secondaire est lignifié; cette lignification s'étend à la zone périmédullaire très riche également en amidon et à la moelle renfermant deux sortes d'éléments : de petites cellules riches en amidon autour desquelles rayonnent de grandes cellules. Chez les autres tiges, au contraire, la différenciation médullaire est poussée moins avant et les réserves amylacées sont moins abondantes.

Pour la feuille, le type simple présente à la caractéristique trois faisceaux, un gros médian et deux très petits latéro-

supérieurs ; ces faisceaux ne possèdent pas d'arcs de sclérenchyme dorsal, mais tout au plus quelques cellules sclérifiées isolées bordant le liber ; ils sont plongés au milieu d'un parenchyme sensiblement homogène ; seules les deux assises situées au-dessous de l'épiderme sont collenchymateuses. La feuille à trois folioles de la tige primordiale possède encore trois faisceaux ; mais les latéraux y prennent plus d'importance et ont une tendance au dédoublement ; tous sont bordés extérieurement par un arc de sclérenchyme bien marqué ; le parenchyme général commence à se différencier en deux sortes d'éléments, comme nous l'avons observé chez la moelle ; dans la feuille trifoliolée de la tige radicale, le sclérenchyme des faisceaux est moins abondant et la différenciation générale inférieure.

Enfin les feuilles normales présentent à la caractéristique cinq faisceaux, une lignification presque complète s'étendant même au parenchyme qui se trouve différencié nettement en deux sortes d'éléments comme la moelle.

L'exemple du *Rubus* est intéressant en ce qu'il forme une transition naturelle entre les plantes herbacées et les végétaux ligneux que nous étudierons dans le chapitre suivant ; mais il se rapproche plus des premières ; en effet, si nous anticipons sur la suite de cette étude nous pouvons faire les remarques suivantes. Le rejet de racine, chez le *Rubus*, présente des caractères absolument généraux chez les tiges d'origine radicale qui ne constituent qu'un mode peu normal de multiplication ; c'est le cas de tous les rejets des arbres ; par exemple, les feuilles présentent un retour vers une forme simplifiée, les bourgeons axillaires sont rudimentaires ou au moins n'évoluent pas ; l'épaisseur de l'écorce est plus considérable, le diamètre du cylindre central plus réduit.

Mais certains caractères spéciaux, très nets chez les arbres, font ici défaut : c'est, par exemple, la réduction du liber par rapport au bois et l'écart qui sépare la différen-

ciation morphologique du bois secondaire de sa lignification. La croissance des rejets de racines de *Rubus* étant en somme assez lente, les tissus acquièrent, à mesure qu'ils se forment, leur différenciation complète.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Il serait facile de multiplier ces exemples, car les plantes à bourgeons radicaux expectants sont relativement nombreuses. J'ai pu observer et étudier plusieurs autres espèces (*Plantago media*, *Aquilegia vulgaris*, *Lychnis dioica*, *Lactuca perennis*, etc.) qui rentrent dans les types que j'ai décrits. Si l'on tient compte des variations inhérentes à la plus ou moins grande malléabilité des espèces, quelques faits généraux se dégagent de l'étude précédente et permettent de caractériser les rejets de cette première catégorie de plantes.

Le bourgeon radical, lorsqu'il est placé dans des conditions telles que son évolution soit nécessaire à la conservation de l'individu, se développe en tige feuillée ; la pousse qui en résulte se rapproche beaucoup par l'ensemble de ses caractères de la tige primordiale ; elle est, si l'on veut, en régression sur la tige qu'elle remplace.

Si la plante germant ne développe la première année qu'une rosette de feuilles, il en sera de même pour la pousse radicale, la tige se réduira à des entre-nœuds très courts (*Pimpinella magna*, *Alliaria officinalis*). Si elle présente, au contraire, des entre-nœuds développés, la pousse radicale possédera également une tige développée (*Geranium sanguineum*, *Rubus cæsius*). Seulement, la tige radicale est toujours plus grêle, plus chétive, que celle provenant de germination et, dans bien des cas, elle ne constitue qu'une régénération très éphémère, incapable de résister d'une année à l'autre en constituant des réserves et fournissant de nouveaux bourgeons.

La disposition des feuilles est, en général, la même sur les diverses tiges d'une même plante, mais dans le cas

spécial où la tige primordiale se comporte autrement que les tiges nées sur rhizomes, il en est de même pour les tiges nées sur racines. Ce fait est particulièrement net chez le *Geranium sanguineum*, où les feuilles sont opposées sur les tiges issues des rhizomes, tandis qu'elles sont alternes sur la tige principale et sur les rejets de racines.

La différenciation morphologique de la feuille subit toujours une simplification sur la tige d'origine radicale; cette simplification peut ramener la feuille à une forme comparable à celle des feuilles dites primordiales et alors on peut suivre le long de cette tige toute l'évolution de la feuille, (*Reseda lutea*, *Rubus cæsius*), mais la plupart du temps les feuilles des rejets de racines sont simplement intermédiaires entre les primordiales et les feuilles définitives (*Geranium sanguineum*).

Par contre, l'absence de ramifications, si générale chez les tiges issues de racines, est un caractère qui les distingue, dans beaucoup de cas, des tiges primordiales, dont les bourgeons axillaires inférieurs offrent presque toujours une évolution précoce.

Au point de vue anatomique, les rejets radicaux présentent une différenciation très inférieure aux tiges issues de souches ou de rhizomes et même la plupart du temps aux plants de germination.

L'augmentation relative de l'épaisseur du tissu cortical et la réduction de la région médullaire sont des caractères constants. L'écorce, quoique plus épaisse, contient sensiblement le même nombre d'assises que dans les autres tiges; mais le collenchyme est moins différencié et moins abondant ; les cellules du parenchyme sont grandes, à parois minces, et moins distinctes de celles de l'endoderme; il en résulte que l'endoderme semble toujours moins net puisque ses cellules tranchent moins sur le tissu voisin.

Le péricycle est beaucoup moins lignifié que sur les autres tiges, il l'est même moins que sur la tige primordiale ; alors que normalement il est formé d'un épais anneau de

sclérenchyme, il peut ne présenter que quelques cellules sclérifiées isolées (*Brassica oleracea*, *Bryonia dioica*).

Chez les espèces qui présentent des formations libéro-ligneuses secondaires, les formations primaires de la tige issue de racine sont extrêmement réduites ; le bois des faisceaux est formé seulement de quelques vaisseaux ; l'assise génératrice entre en fonctionnement de bonne heure, mais la différenciation du méristème qu'elle fournit est très lente. Ceci peut se traduire en disant qu'il y a abréviation du développement, très grande activité des méristèmes, au détriment du perfectionnement de la structure.

Lorsque la structure primaire est définitive (*G. sanguineum*), la différence entre les faisceaux caulinaires et les faisceaux foliaires s'atténue chez les tiges d'origine radicale. Dans ce cas, la disposition des faisceaux varie peu le long de la tige et subit, par rapport à celle qu'on observe chez les tiges nées de rhizomes, une simplification presque aussi complète que chez la tige primordiale.

La zone périmédullaire est très réduite, il en est de même du liber interne chez les espèces qui en possèdent (*Bryonia dioica*). La moelle est moins différenciée (*Rubus cæsius*) et généralement non lignifiée lorsqu'elle le devient chez les tiges normales. La réduction des tissus ligneux est d'ailleurs absolument générale et, par exemple, lorsque tout le bois primaire est lignifié chez la tige normale, les vaisseaux seuls le sont chez le rejet de racine.

Au point de vue de la feuille, on peut dire qu'il y a presque toujours simplification dans le système vasculaire du pétiole qui se rapproche du type des feuilles primordiales ; cependant, parfois certains faisceaux peuvent être morcelés par suite de l'aplatissement du pétiole (*Brassica oleracea*). La réduction du sclérenchyme et l'abondance du parenchyme général sont encore des caractères constants. Signalons enfin l'épaisseur moindre du limbe, d'où il résulte que les nervures sont souvent plus saillantes du côté de la face infé-

rieure, et la réduction plus ou moins considérable du tissu assimilateur.

En somme, le développement d'un bourgeon radical rappelle, par l'ensemble de tous ses caractères, le développement de la gemmule.

CHAPITRE II

PLANTES LIGNEUSES A REJETS SOUTERRAINS.

ORIGINE DES REJETS. — COMPARABILITÉ DES REJETS AVEC LES BRANCHES.

La plupart de nos essences forestières produisent en abondance des rejets. Ces rejets se forment, suivant les espèces, soit quand l'arbre est en pleine vigueur, soit lorsque sa vitalité diminue, soit seulement après section du tronc au ras du sol. Cette propriété de régénération des tiges est d'une grande importance dans l'exploitation des forêts.

L'origine des rejets est très variable suivant les espèces et parfois chez la même espèce. Dans beaucoup de cas, les rejets sont issus des racines, en particulier chez les Peupliers, l'Orme, le Robinier, le Chêne Tauzin, etc.; mais ils peuvent avoir d'autres origines : ils sont fournis par les bourgeons dormants des souches chez le Chêne pédonculé ; ils émergent en ligne serrée de la zone cambiale lorsqu'il y a eu sectionnement chez la même espèce de Chêne et chez le Peuplier noir. Les rejets du Charme ne s'élèvent pas des racines, mais de branches nées sur le tronc au-dessous de la surface du sol et qui se sont beaucoup allongées en restant souterraines et en développant de nombreuses racines adventives.

Les tiges formant rejets, quelle que soit leur origine. présentent des caractères morphologiques très différents des branches normales, au point de faire hésiter, dans certains cas, sur la détermination de l'espèce qui les a fournis. Je

me propose, dans le présent chapitre, de préciser ces caractères pour quelques types, en comparant les rejets d'un an d'une part avec les branches normales, d'autre part avec des tiges de même âge provenant de germination.

Ce travail étant spécialement consacré aux tiges d'origine radicale, j'ai choisi de préférence, pour étudier les rejets, les espèces qui fournissent des bourgeons radicaux, mais tout porte à croire que l'origine même des cellules-mères des méristèmes a peu d'influence sur la structure générale des rejets et que les caractères spéciaux qu'ils présentent sont dûs surtout à leur relation très directe avec le système absorbant et, en quelque sorte, à la répercussion de l'influence du milieu souterrain ; à l'appui de cette manière de voir, j'étudierai à la fin du chapitre quelques rejets d'espèces dépourvues de bourgeons radicaux ; les différences étant d'autant plus accusées que le végétal considéré est plus ligneux et atteint une taille plus considérable, je passe en revue un certain nombre d'arbres et d'arbustes, la transition naturelle aux plantes herbacées étant fournie par des plantes peu ligneuses, telles que les *Rubus* étudiés au chapitre précédent.

Les rejets se distinguent en général par une croissance rapide et une végétation exubérante, l'allongement des entre-nœuds et les grandes dimensions des feuilles ; chez certaines espèces, comme les peupliers, leur développement est tellement rapide et la proportion d'eau qu'ils contiennent tellement élevée qu'ils ressemblent à des végétaux herbacés ; cela se comprend facilement si l'on considère la disproportion qui existe entre l'absorption d'eau et le volume des tissus qui l'utilisent ; il en résulte un état actif de turgescence qui favorise la croissance au détriment de la différenciation profonde des tissus, d'où résulte une structure simplifiée.

La comparaison des rejets aux branches normales offre des difficultés, si l'on y veut apporter de la précision. Il ne faut pas chercher à comparer des tiges d'âge rigoureuse-

ment identique, comme on le fait dans certains cas pour deux branches. Si l'on considère un arbre donnant des drageons, les bourgeons qui les fournissent partent en général bien après les bourgeons axillaires ; leur activité est en somme réveillée par le mouvement de la sève dû au fonctionnement des premières feuilles ; il en résulte que les deux bourgeons qui ont donné d'une part le rejet, d'autre part la branche, n'ont pas commencé à se développer simultanément ; si on les considérait tous deux après une période végétative de même durée, il n'en résulterait pas qu'ils soient comparables, car le développement, correspondant pour les deux échantillons à des époques en partie distinctes, ne se serait pas produit au milieu des mêmes conditions extérieures.

D'ailleurs, l'origine même des rejets les soumet à une variabilité qui n'existe pas chez les branches ; les rejets s'élancent aux moments les plus divers de la saison et la végétation des branches est terminée que certains commencent à émerger du sol. A ne considérer que les rejets de racines, la nature du terrain, son degré d'humidité, la profondeur variable à laquelle se trouvent les racines, une situation plus ou moins abritée, plus ou moins exposée à la lumière, la taille et l'âge de la racine mère sont autant de causes agissant d'une manière intense sur leur développement. Si de plus, nous nous adressons à des sujets différents, vient s'ajouter l'influence de la plus ou moins grande activité végétative du pied principal ; le drageonnement étant à peu près en raison inverse de celle-ci, atteindra son maximum par la suppression même de l'arbre ; on voit souvent, dans ce cas, les rejets former des touffes serrées, où les tiges, toutes soumises à un géotropisme négatif, se pressent les unes contre les autres, nuisant à leur développement réciproque ; c'est alors qu'apparaissent des fasciations de tiges portant sur une assez grande longueur à partir de la base et des concrescences diverses telles que la soudure des pétioles avec les tiges ; c'est alors que le développement se

produit de la façon la plus irrégulière pour les diverses tiges d'une même touffe et qu'on observe par suite de la pression des modifications particulières dans l'écorce et un développement très inégal sur la circonférence des couches d'un même tissu.

L'incertitude de l'âge d'un rejet et la grande variabilité des rejets de même âge m'ont conduit à me placer, pour mes comparaisons, en dehors de la question d'âge absolu. Je prends, sur un même individu, d'une part une branche de l'année recueillie à la fin de la période végétative et présentant un développement moyen, d'autre part un rejet également de taille moyenne et recueilli à l'époque des premières gelées, c'est-à-dire au moment où la végétation est forcément arrêtée par le froid ; cette précaution est nécessaire, car l'activité des rejets se prolonge longtemps après celle des branches et, dans bien des cas, leurs bourgeons sont encore en voie de croissance et dissociés au début de la saison froide. J'ai eu soin de me servir des rejets poussant isolément, afin d'éviter les modifications accidentelles qui résultent de l'agglomération en touffes ; j'ai fait en sorte que l'éclairement moyen de mes termes de comparaison ait été sensiblement le même de part et d'autre. Dans ces conditions, l'âge n'a plus à intervenir, d'une façon très rigoureuse ; je compare en somme le produit de l'activité moyenne d'une branche et de l'activité moyenne d'un rejet pendant toute une période de végétation. Je ne tiens compte, d'ailleurs, que des caractères différentiels saillants et bien marqués, constants sur plusieurs échantillons et qu'on ne saurait attribuer à une légère variation de quelque condition extérieure. Lorsque je me sers de jeunes plants provenant de germination comme terme de comparaison, je les prends ayant achevé leur première période de végétation. Je pense que moyennant ces précautions les caractères qui se dégagent de mes observations peuvent présenter quelque généralité et être attribués aux conditions spéciales de développement des rejets.

GENRE POPULUS

Les Peupliers sont, comme les Saules, remarquables par leur puissante vitalité et la plasticité de leurs tissus ; on sait avec quelle facilité les rameaux de ces arbres fournissent des boutures par apparition rapide de racines adventives, soit en terre, soit même dans l'eau.

C'est d'ailleurs aux Saules que Duhamel avait recours pour ses fameuses expériences, dont la plus typique est celle du Saule retourné (1); les branches plongées dans la terre donnent naissance à des racines adventives et, par une propriété réciproque, les racines, mises dans l'obligation de pousser des branches, fournissent des bourgeons.

Cette réciprocité est d'ailleurs naturelle chez la plupart des Peupliers; leurs racines émettent des drageons : j'ai étudié à ce point de vue les trois espèces les plus communément répandues dans notre climat (*P. nigra*, *P. alba*, *P. Tremula*). La disposition fasciculée du système radical facilite l'émission des bourgeons et leur développement en tiges feuillées : les racines ne pénètrent point profondément dans le sol; elles l'explorent en surface et dans un rayon considérable autour de l'arbre, ce qui explique la présence de rejets à grande distance du pied principal.

Les racines de *P. alba* et de *P. Tremula* donnent normalement des bourgeons alors qu'elles sont encore en relation avec l'arbre dont elles dépendent; les racines du *P. nigra* au contraire ne donnent pas généralement de tiges adventives dans ces conditions; mais, si l'on vient à séparer une grosse racine de l'arbre ou à retrancher celui-ci, la racine isolée dans le premier cas ou l'ensemble du système radical dans le second régénère les autres membres de la plante; les mêmes opérations stimulent le drageonnement chez les premières espèces. C'est alors précisément que les bourgeons des racines sont groupés en touffes serrées.

(1) Duhamel, *Physique des arbres*, 1758, chap. V.

Ceux qui naissent sur la section du tronc forment des arcs où les tiges se touchent d'une façon ininterrompue.

On doit rapprocher de cette propriété qu'ont la tige et la racine des peupliers de se régénérer l'une l'autre le peu de durée et la fragilité du pouvoir germinatif de leurs graines; il semble qu'il y ait là, en faveur de la conservation de l'espèce, une de ces compensations si fréquentes dans la nature d'une reproduction très aléatoire par une multiplication facile.

1. Populus nigra.

A. — Morphologie externe comparée chez la branche et le rejet.

La branche normale, au bout de la saison, a différencié sur toute sa longueur une couche de liège, déjà épaisse à la base; aussi est-elle d'une teinte brune assez foncée. Elle présente à l'aisselle de ses feuilles des bourgeons aigus bien développés; la spirale foliaire s'atténue quand on approche de l'extrémité et les dernières feuilles se détachent presque au même niveau entourant un gros bourgeon terminal bien protégé par des écailles et complètement à l'état de repos. La tige présente des arêtes vives au nombre de cinq, correspondant à l'insertion des feuilles.

La pousse sur racine est plus longue que la branche plutôt à cause du développement de ses entre-nœuds que de leur nombre ; elle est d'un vert jaunâtre, car la couche de liège, peu épaisse à la base, manque complètement sur le tiers supérieur; les bourgeons axillaires des nœuds inférieurs sont moins gros que ceux de la branche et ceux des feuilles supérieures sont à peine visibles ; les derniers entre-nœuds formés sont en pleine croissance et le bourgeon terminal formé de très jeunes feuilles continue à s'épanouir et n'est nullement protégé ; il en résulte qu'il est presque toujours détruit par les premières gelées ainsi que la partie terminale de la tige.

La végétation du rejet serait donc, en général, limitée à sa première année si, au printemps suivant, un des bourgeons axillaires inférieurs plus résistants ne remplaçait l'axe primitif; mais le rameau qu'il fournit est souvent plus chétif que le drageon de première année; il subit donc un sort analogue et la pousse se régénère de nouveau par un bourgeon de la base; ce mode de végétation se poursuit plusieurs années, donnant naissance à de petits buissons, de forme caractéristique. Le plus grand nombre des pousses sur racines disparaissent au bout d'un certain temps; celles qui persistent et parviennent à donner des arbres sont l'exception; mais ceux-ci sont toujours inférieurs à ceux qui proviennent de bouture ou de semis; ils fleurissent très tardivement ou n'ont jamais de floraison. Par contre, si l'on isole un bourgeon radical avec le fragment de racine qui le porte, il se comporte comme une bouture, donne des racines adventives et la tige qu'il fournit devient beaucoup plus vigoureuse.

Enfin les pousses sur racines ne présentent de côtes que vers leur extrémité; celles-ci sont arrondies et bien moins saillantes que sur la branche.

B. — Anatomie comparée des tiges chez la branche et le rejet.

Les rejets présentent généralement un diamètre plus considérable que les branches au moins pour les entre-nœuds inférieurs; comparons, par exemple, deux coupes faites l'une au milieu d'une branche, l'autre au milieu d'une pousse sur racine; le rapport du diamètre du rejet à celui de la branche est 1,3 et il serait notablement plus élevé pour les entre-nœuds inférieurs.

Les divers tissus nous offrent les différences suivantes (Pl. IV, branche normale, fig. 1; rejet de racine, fig. 2) :

Chez le rejet, les cellules de l'épiderme sont plus grandes; leurs parois et leur cuticule sont moins épaisses; le liège

est partout d'origine hypodermique, au lieu que chez la branche il est profond dans la région des côtes, qui sont formées par des îlots saillants de sclérenchyme ; chez le rejet les côtes peu accentuées sont simplement collenchymateuses ; le fonctionnement de l'assise génératrice externe exfolie donc les côtes de la branche qui reprend par ce mécanisme une forme arrondie, tandis que les côtes du rejet s'atténuent peu à peu par suite du développement des tissus secondaires ; elles sont d'ailleurs souvent occupées par des lenticelles. L'assise génératrice subérophellodermique différencie chez le rejet quelques assises d'écorce secondaire collenchymateuse et les cellules du liège ont une subérisation tardive, tandis que chez la branche le phelloderme se réduit à une assise et la subérisation accompagne la différenciation morphologique des cellules Le liège moins épais dans le rejet présente des cellules aplaties tangentiellement par suite de la turgescence des tissus internes, tandis que chez la branche celles-ci sont d'abord isodiamétriques ou même légèrement allongées dans le sens radial et ne s'aplatissent que postérieurement à la suite d'un plissement de leurs parois latérales. L'écorce est plus épaisse chez le drageon et c'est à cette particularité qu'on doit attribuer en grande partie la différence de diamètre signalée plus haut ; la région externe est formée par du collenchyme moins développé que dans la branche et composé de cellules plus grandes, à parois plus minces ; on n'y trouve pas, comme dans celle-ci, de cellules scléreuses à parois extrêmement épaisses, formées de couches d'inégale réfringence et renfermant des cristaux rhombiques d'oxalate de calcium ; la région interne est très considérable chez le rejet, elle est formée de cellules à parois très minces, aplaties en général, dans le sens tangentiel et contenant fort peu de mâcles d'oxalate ; des lacunes se rencontrent un peu partout ; elles proviennent surtout du décollement des assises de cellules par suite de la pression ; enfin les cellules les plus aplaties présentent fréquemment des cloisonnements

secondaires dans le sens radial ; la zone correspondante de la branche beaucoup réduite est constituée par des cellules plus petites, de forme arrondie et renferme des mâcles en abondance ; les cellules qui les contiennent sont souvent en voie de destruction et contribuent ainsi à la formation des lacunes (1); seules les cellules corticales qui correspondent aux intervalles entre les paquets de fibres péricycliques peuvent être étirées dans le sens tangentiel.

Ces fibres sont groupées dans la branche en gros îlots épais de petites cellules à lumière très réduite ; chez le rejet elles forment des arcs allongés, plus ou moins continus, et les cellules qui les composent sont plus grandes, moins nombreuses et à canal plus large.

Le liber, tant primaire que secondaire, est moins développé proportionnellement au diamètre total dans le rejet et les îlots fibreux pourvus de tablettes rhombiques d'oxalate y sont beaucoup plus rares.

Tandis que tout le bois secondaire est bien lignifié dans la branche, il existe chez le rejet une zone externe considérable (environ le cinquième de l'épaisseur totale de la couche) qui ne s'est pas imprégnée de lignine, quoique les cellules aient pris les caractères morphologiques du tissu ligneux ; l'épaisseur des parois des cellules ligneuses est par rapport à leur diamètre sensiblement moindre que dans la branche ; ce caractère est l'indice d'un aoûtement inférieur (2); enfin les vaisseaux sont moins nombreux et plus larges.

Les mesures comparatives des couches de liber et de bois secondaire chez les deux tiges montrent que ces tissus sont tantôt plus, tantôt moins développés dans la branche, suivant le niveau de la section ; mais les deux faits généraux qui se dégagent des mesures effectuées au milieu des entre-nœuds sur les deux tiges sont :

(1) Les divers modes de formation des lacunes corticales ont été étudiés par M. Eberhardt (C. R., 13 février 1899).

(2) M. Kövessi, *Recherches biologiques sur l'aoûtement des sarments de la vigne* (Rev. générale de botanique, 1901).

1° Que l'épaisseur des formations libéroligneuses décroît plus rapidement le long du rejet que le long de la branche.

2° Que le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois est plus faible chez le rejet que chez la branche.

Ces résultats ressortent de l'examen du graphique ci-joint (fig. 3) obtenu de la façon suivante :

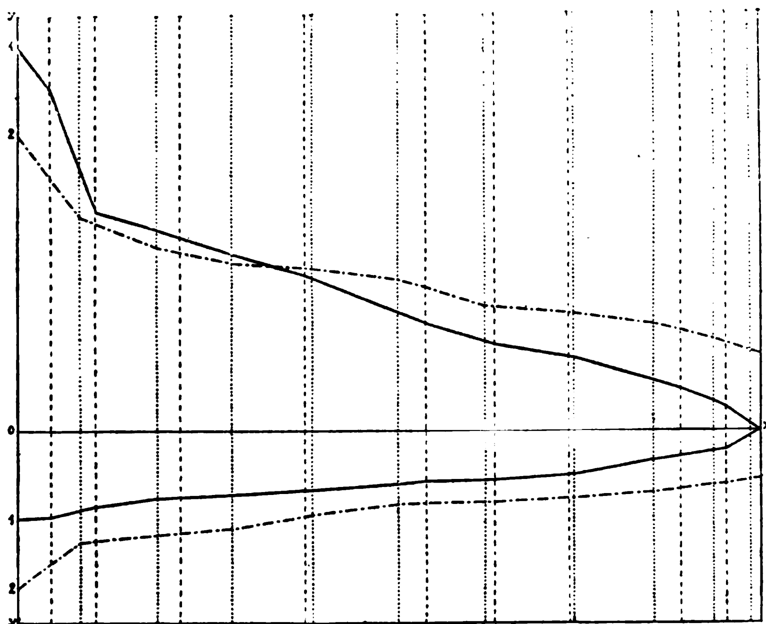


Fig. 3. — Épaisseurs comparées du liber et du bois secondaires chez la branche normale et le rejet de *Populus nigra*. Le trait continu est relatif au rejet; le trait discontinu à la branche ; les épaisseurs du bois sont portées au-dessus de *ox*, celles du liber au-dessous ; l'unité choisie est arbitraire.

Étant donnés deux axes de coordonnées rectangulaires, *ox*, *oyy'*, je porte en abscisses et bout à bout les longueurs séparant les milieux des entre-nœuds successifs ; j'élève au milieu de chaque entre-nœud une perpendiculaire sur laquelle je porte en dessous de l'axe des abscisses l'épaisseur correspondante du liber et en dessus l'épaisseur du bois ; je joins par des lignes droites les points ainsi obtenus. Le tracé en trait continu correspond au rejet, celui en trait discontinu à la branche. Comme le rejet employé était

sensiblement plus long que la branche correspondante, j'ai réduit les longueurs mesurées le long du rejet proportionnellement entre elles, de façon à ramener la longueur totale du rejet à celle de la branche.

Ce tracé nous montre :

1° Que le liber est toujours plus développé dans la branche que dans le rejet malgré la différence de diamètre ;

2° Que le bois, moins développé à la base chez la branche, prend une épaisseur égale de part et d'autre, vers le cinquième entre-nœud et plus considérable chez la branche pour les entre-nœuds suivants ;

3° Qu'au voisinage du bourgeon terminal chez le rejet. il n'y a pas de bois secondaire différencié, tandis que dans la branche, ce bois conserve une notable épaisseur jusqu'à l'extrémité.

Enfin la moelle présente à peu près le même développement chez les deux tiges, si l'on tient compte de la différence de diamètre ; nous verrons pour d'autres espèces qu'elle est presque toujours plus réduite chez les rejets. Chez la branche elle est formée de cellules plus petites, arrondies et à lignification plus précoce ; celle-ci commence toujours par le centre ; cependant chez les rejets, où la moelle reste longtemps cellulosique, la zone périmédullaire présente des îlots étendus sclérifiés de bonne heure.

C. — Comparaison des tiges précédentes avec une tige de germination.

D'une manière générale la tige de germination tient le milieu entre le rameau normal et le rejet. Au point de vue morphologique elle se rapproche plus de la branche par sa longueur, son diamètre, sa teinte générale, les dimensions de ses entre-nœuds, la réduction de leur longueur à mesure qu'on approche du bourgeon terminal. Celui-ci est nettement différencié, quoique moins gros que celui de la branche ; quant aux bourgeons axillaires, à la base, ils

sont à peine formés, mais contrairement à ce qui se passe chez le rejet, leur différenciation augmente aux nœuds supérieurs. Enfin les côtes superficielles sont peu saillantes.

Au point de vue anatomique, les cellules épidermiques sont de même taille que celles de la branche avec une épaisseur de parois et de cuticule intermédiaire entre celles que l'on observe chez les deux autres tiges ; le liège est hypodermique sur toute la périphérie, formé de plusieurs assises de cellules plus aplaties tangentiellement que chez la branche ; enfin le phelloderme n'est pas plus abondant que chez cette dernière.

L'écorce est assez homogène, très peu collenchymateuse dans sa région externe ; elle est formée de cellules arrondies laissant entre elles de nombreux méats ; on n'y trouve que par exception des cellules scléreuses, mais les mâcles d'oxalate y abondent partout.

Les fibres péricycliques sont disposées comme dans la branche, mais forment des amas moins volumineux. Le liber secondaire offre un développement intermédiaire ; les paquets de fibres y sont rares, mais on y voit des mâcles d'oxalate de calcium.

La différenciation du bois est moindre que chez la branche, l'aoûtement est inférieur et la lignification présente un léger retard. Le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois est plus faible que chez la branche, mais de façon moins accusée que pour le rejet.

La moelle possède un développement de même ordre que chez les autres tiges ; elle est intermédiaire pour les dimensions de ses cellules ; celles-ci sont arrondies avec petits méats ; les mâcles y sont rares alors qu'on en trouve beaucoup chez le rameau et qu'il n'y en a pas du tout chez le rejet ; enfin la lignification est aussi tardive que chez ce dernier.

D. — Morphologie externe comparée entre les feuilles des diverses tiges.

La comparaison des feuilles fournit des caractères particulièrement nets.

Les feuilles de la plante issue de graine sont très petites à la base et s'accroissent quand on s'élève le long de la tige jusqu'à une taille limite qui est inférieure à celle des feuilles moyennes des autres tiges; elles présentent des caractères intermédiaires entre la feuille du rejet et la feuille normale. Le tableau suivant donne les dimensions principales pour des échantillons moyens.

ÉCHANTILLON.	LONGUEUR du limbe.	LARGEUR maxima du limbe.	LONGUEUR du pétiole.	APLATISSEMENT (1) du pétiole à la caractéristique.	ÉPAISSEUR du limbe.
Feuille normale...	60 mm.	55 mm.	50 mm.	2,5	221 μ
Feuille de l'axe de la jeune plante.	40 mm.	40 mm.	20 mm.	2	196 μ
Feuille du rejet....	65 mm.	75 mm.	25 mm.	1,66	191 μ

(1) J'appelle aplatissement le rapport de la longueur maxima de la coupe à la largeur maxima; plus ce rapport est grand, plus considérable est l'aplatissement.

Le tableau nous montre :

1° Que la feuille normale est plus longue que large, la feuille de la plante issue de graine a ses deux dimensions sensiblement égales, que chez la feuille du rejet généralement la largeur l'emporte au contraire (Pl. II, fig. 1, 2).

2° Que le pétiole est sensiblement égal à la longueur du limbe chez la feuille normale, qu'il est beaucoup plus court chez les deux autres.

3° Que l'aplatissement de l'extrémité du pétiole et l'épais-

seur du limbe diminuent de plus en plus quand on passe de la feuille normale à la feuille du rejet.

Chez la feuille normale, le pétiole s'aplatit d'une façon très accusée à partir d'une faible distance de sa base; il demeure assez arrondi sur la plus grande partie de sa longueur chez les deux autres, mais surtout chez la feuille du rejet.

Les feuilles provenant de la gemmule forment la transition et se rapprochent plus des feuilles normales quoiqu'elles soient moins acuminées; elles présentent comme celles-ci de petites dentelures arrondies et régulières sur les bords; la feuille du rejet est grossièrement dentée, toujours en cœur à la base et sa pointe est très obtuse; elle se distingue en outre par des stipules souvent fort développées et longuement persistantes, par sa teinte vert clair et par le peu de consistance de son limbe.

E. — Anatomie comparée des diverses feuilles.

L'examen anatomique montre encore pour la feuille provenant de la gemmule des caractères intermédiaires. Le limbe d'une feuille de *P. nigra* est constitué entre les deux épidermes par du tissu en palissade du côté de la face supérieure et du tissu lacuneux du côté de la face inférieure; les épaisseurs de ces divers tissus sont consignées dans le tableau suivant :

ÉCHANTILLONS.	ÉPAISSEUR totale.	ÉPIDERME supérieur.	TISSU palissadique.	TISSU lacuneux.	ÉPIDERME inférieur.
Feuille normale...	221 μ	12 μ	133 μ	64 μ	12 μ
Feuille d'origine gemmulaire....	196 μ	15 μ	75 μ	93 μ	13 μ
Feuille du rejet...	191 μ	16 μ	63 μ	93 μ	19 μ

Ce tableau nous montre :

1° Que les cellules épidermiques ont des hauteurs croissantes quand on passe de la feuille normale au rejet; les préparations d'épidermes vus de face montrent qu'il en est de même pour les dimensions dans le sens tangentiel; elles font voir également la forme sinueuse des cellules de l'épiderme inférieur des feuilles du rejet et le terme de passage fourni par l'épiderme d'une feuille prise sur la tige primordiale. En même temps que la taille des cellules augmente, l'épaisseur de leurs parois et de leur cuticule diminue; la différenciation est donc moins accentuée (Pl. IV, fig. 12 à 17).

2° Que le développement du tissu palissadique diminue en faveur de celui du tissu lacuneux quand on descend dans la série. Le tissu palissadique est particulièrement différencié chez la feuille normale; il y forme sous l'épiderme deux assises composées de cellules longues et étroites ; au-dessous on trouve quelques cellules de tissu lacuneux assez dense, puis de nouveau deux assises de palissades moins hautes et moins étroitement unies que les premières; enfin au-dessous se trouve une faible épaisseur de tissu lacuneux; le chiffre indiqué dans le tableau pour l'épaisseur du tissu palissadique est relatif à l'ensemble des diverses assises (Pl. IV, fig. 9 à 11).

Si nous passons aux autres feuilles, les deux assises qui se trouvent sous l'épiderme supérieur sont seules bien nettement palissadiques; mais elles sont formées de cellules plus larges et proportionnellement moins hautes et moins riches en chloroleucites que chez le limbe normal, le tissu lacuneux est chez elles également moins chlorophyllien et beaucoup moins dense.

Quant aux pétioles, nous devons les examiner soit au point de vue du développement et de la différenciation des tissus qui les composent, soit au point de vue du parcours des faisceaux libéro-ligneux.

Les épidermes des pétioles ainsi que la zone collenchy-

mateuse dont ils sont doublés ont des caractères comparables aux tissus correspondants des tiges qui les ont fournis. Le parenchyme général est, comme la zone interne de l'écorce chez la tige, formé de cellules plus petites chez le pétiole normal, plus grandes, à parois plus minces avec nombreux méats chez les autres pétioles.

Des coupes faites à la caractéristique, à la base et au milieu des pétioles montrent que chez le pétiole normal les faisceaux libéroligneux sont entourés de quelques cellules de sclérenchyme à la caractéristique, de paquets fibreux volumineux vers le milieu, très atténués à la base, tandis que les autres pétioles n'ont autour des faisceaux que quelques cellules de collenchyme aux deux extrémités et une bande assez mince de fibres sclérifiées vers le milieu; enfin l'oxalate de calcium très abondant dans les tissus cellulosiques du premier pétiole, l'est beaucoup moins chez les pétioles des tiges primordiales et devient rare chez les pétioles des rejets.

Au point de vue du parcours des faisceaux, ces pétioles se ramènent à deux types: l'un relativement simple est réalisé chez les pétioles des tiges primordiales et des rejets, l'autre très complexe caractérise la feuille normale. Nous les décrirons rapidement ainsi que les transformations qui s'opèrent à la base de la nervure principale (Pl. III).

1° *Pousse sur racine.* La coupe initiale pratiquée à la base du pétiole nous montre trois arcs libéroligneux incurvés sur eux-mêmes de façon à former des anneaux presque complets A,B,C (fig. 1), puis les faisceaux A et B se rapprochent du faisceau central C, en même temps qu'ils se subdivisent chacun en trois faisceaux $A_1 a_1 a'_1$; $B_1 b_1 b'_1$; le faisceau central s'est divisé en deux arcs, l'un supérieur C_1, l'autre inférieur C_2 (fig. 2, 4*mm* de la base); les fascicules $a_1 a'_1$ $b_1 b'_1$ viennent se placer en ligne avec l'arc C_2 dont la longueur a diminué pendant que les deux faisceaux $A_1 B_1$, après s'être rapprochés de l'arc C_1, s'en éloignent de nouveau et se referment sur eux-mêmes en s'individualisant (fig. 3 et 4); les

deux arcs C_1C_2 se complètent par l'addition des faisceaux a_1b_1 qui se soudent à C_2, $a'_1b'_1$ qui se soudent à C_1 ; en même temps les faisceaux A_1B_1 se rapprochent de la ligne médiane et donnent naissance à deux petits faisceaux $\alpha_1\beta_1$ (15 mm. de la base) ; la figure 5 représente la coupe du pétiole à 17 millimètres de la base. A mesure que le pétiole s'aplatit, les différents groupes de faisceaux s'isolent de plus en plus et la caractéristique (fig. 6, 25 mm. de la base) nous montre les petits faisceaux $\alpha_1\beta_1$, qui se sont ouverts et sont prêts à fournir les petites nervures qui se détachent dès la base de la nervure principale; au-dessous, nous trouvons deux ellipses, l'une formée de la soudure des faisceaux A_1 et B_1, l'autre par les deux arcs C_1 et C_2. Si, poursuivant la série des coupes, nous étudions les modifications qui se produisent à la base de la nervure principale, nous constatons une simplification progressive du système libéro-ligneux. Après la disparition des arcs $\alpha_1\beta_1$, dans les petites nervures des bords du limbe, c'est l'ellipse A_1B_1 qui se divise en donnant la deuxième paire de nervures (fig. 7) ; après leur départ il ne reste plus de A_1B_1 que deux ou trois fascicules isolés R, qui fournissent les deux grosses nervures naissant à environ 7 millimètres de la caractéristique (fig. 8); la figure 9 représente la formation de ces deux nervures aux dépens du système R et des fascicules V_1 et V'_1 détachés de l'arc C_1 ; la figure. 10 nous montre ce qui reste ensuite du système libéroligneux : l'ellipse inférieure et quelques fascicules R' provenant de l'ellipse supérieure ; quelques millimètres plus loin (fig. 11) nous voyons l'arc C_1 se briser et se reployer vers l'intérieur de l'ellipse en même temps que les fascicules supérieurs viennent se souder à l'ellipse qui est au-dessous ; enfin dans la figure 12, les deux moitiés de l'arc C_1 se soudent à nouveau, mais les extrémités internes de ces moitiés se résolvent en petits faisceaux qui maintenant sont à l'intérieur de l'ellipse ; ces faisceaux devenus en quelque sorte intramédullaires diminuent rapidement ; ils ne sont bientôt plus formés que de quelques cellules libériennes qui

disparaissent à leur tour ; le système libéroligneux de la nervure n'est plus alors formé que d'une seule ellipse.

2° Chez le pétiole d'une feuille de la gemmule, nous retrouvons la même suite de transformations avec une importance plus grande des parties vasculaires ; notamment à la caractéristique nous avons deux ellipses très développées à la partie inférieure et les deux faisceaux $\alpha_1\beta_1$ sont presque coalescents pour former une troisième ellipse.

3° Chez la feuille normale, l'initiale nous offre comme dans le cas précédent trois arcs libéroligneux presque fermés, décomposés en fascicules (fig. 13); appelons-les A, B, C par analogie ; à 1 millimètre de la base nous voyons déjà les anneaux A et B se fragmenter en détachant chacun deux petits faisceaux $a_1 a'_1$, $b_1 b'_1$ qui descendent vers la partie inférieure du pétiole ; pendant ce temps l'arc C s'est divisé en deux parties l'une formant le grand arc C_1, l'autre le petit faisceau C_2 (fig. 14, 12 millimètres de la base) ; à 25 millimètres nous observons la soudure des arcs A_1 et B_1 avec l'arc C_1 qui s'est ouvert à sa partie supérieure à droite et à gauche (fig. 15) ; l'arc C_2 s'est subdivisé et les petits faisceaux a_1 a'_1, $b_1 b'_1$ sont venus s'aligner de façon que le système libéroligneux, dans son ensemble, forme une chaîne ininterrompue correspondant assez bien à la figure 3 relative à la pousse sur racine. Cette chaîne se divise ensuite en deux pour donner deux groupes de formations libéroligneuses ; le premier E se forme aux dépens de $A_1 B_1$, de C'_2 et des moitiés supérieures de C'_1 et C'_3 ; le second D se forme aux dépens des moitiés inférieures de C'_1 et C'_3 des faisceaux a_1 a'_1 b_1 b'_1 et de l'arc C_2 ; la coupe est prise à 35 millimètres de la base (fig. 16). Le groupe D s'individualise et forme l'ellipse inférieure du pétiole; quant au groupe E après avoir pris une forme elliptique il détache sur ses flancs deux arcs F qui vont occuper une position intermédiaire entre D et E (fig. 17, 40 millimètres; fig. 18, 42 millimètres de la base) ; à 43 millimètres les deux arcs du groupe F sont venus s'accoler ; le groupe E détache presque immédiatement deux arcs qui se soudent,

en donnant l'ellipse G (fig. 19, 44 millimètres); à ce point, les deux arcs du groupe F sont également soudés; on a alors atteint la structure définitive formée par la superposition de 4 ellipses D,F,E,G; à 49 millimètres, c'est-à-dire à 1 millimètre de la naissance du limbe, l'ellipse G détache deux faisceaux *gg'* destinés à fournir les petites nervures qui s'isolent dès la base du limbe et longent le bord de la feuille (fig. 20 caractéristique).

Si nous suivons les faisceaux dans la nervure principale, après le départ de *gg'*, le faisceau G fournit une paire de nervures se détachant à 1mm,5 de la base du limbe (fig. 21); nous voyons en même temps l'arc E dédoublé en $E_1 E_2$; une coupe faite à 2 millimètres de la base du limbe nous montre $E_1 E_2$ qui se disposent à fournir la paire de grosses nervures qui se détachent un peu plus loin; l'arc F s'est dédoublé en $F_1 F_2$ et a détaché deux fascicules $f_1 f_2$ qui concourent avec $E_1 E_2$ à la formation des mêmes nervures (fig. 22); la figure 23 nous montre ce qui reste après la formation des grosses nervures, soit l'arc D décomposé en faisceaux et les deux cercles F_1, F_2. Bientôt ces arcs eux-mêmes se fondent avec le système D, qui s'est entr'ouvert, pour ne former qu'une ellipse $D F_1 F_2$ (fig. 24); nous voyons encore dans cette ellipse quelques fascicules intramédullaires qui disparaissent un peu plus loin.

2. Populus Tremula.

Le Tremble est parmi les peupliers celui qui donne des rejets avec le plus de facilité et en plus grande abondance; par contre, c'est celui dont les boutures fournissent les moins bons résultats. Les rejets moyens du Tremble mesurent 50 centimètres; mais lorsque l'arbre a été exploité ils peuvent atteindre et dépasser 1m,50 et sont pourvus de feuilles exceptionnellement grandes.

Les caractères morphologiques des tiges rappellent ceux que nous avons signalés chez *P. nigra*, relativement au

développement du liège, à la longueur des entre-nœuds, à la différenciation des bourgeons.

Comparativement aux feuilles normales, celles du rejet sont notablement plus grandes ; leur pétiole atteint à peine la moitié de la longueur du limbe ; il est arrondi sur toute sa longueur, avec un léger aplatissement parallèlement au plan de symétrie ; il est velu comme la tige qui le porte ; le pétiole normal au contraire est souvent plus long que le limbe, aplati sur les 3/4 de sa longueur et d'une façon considérable vers la caractéristique ; l'aplatissement, qui est de 1,3 à cet endroit chez la feuille du rejet, atteint ici 2,5, ce qui donne au limbe une grande mobilité ; enfin le limbe est glabre de même que la tige. Au point de vue de la forme, le limbe de la feuille du rejet est cordiforme à la base, découpé en dents fines et aiguës sur toute sa périphérie et ressemble beaucoup plus à la feuille du rejet de *P. nigra* que les feuilles normales ne se ressemblent entre elles. Il existe chez les rejets des stipules longuement persistantes et, quoique ce ne soit pas le cas général, il arrive que ces appendices prennent un développement considérable et deviennent de véritables folioles pétiolulées, à nervation compliquée ; le pétiolule se soude alors parfois au pétiole même de la feuille.

Les différences dans la structure interne sont à peu près les mêmes que celles signalées chez *P. nigra*. Les tiges des rejets, souvent très vigoureuses à la base, s'épuisent très rapidement aux entre-nœuds supérieurs qui sont grêles, dépourvus d'éléments de soutien, à formations secondaires tardives et peu abondantes, ce qui explique leur facile destruction par le froid et les parasites.

La comparaison de coupes moyennes pratiquées dans les pousses de l'année montre une différence essentielle dans le développement des éléments lignifiés ; chez la branche normale, ces éléments abondent dans tous les tissus ; les cellules du collenchyme hypodermique se sclérifient

en conservant leur épaisseur; plus profondément dans l'écorce, nous trouvons des îlots volumineux formés de grandes cellules scléreuses, dont les parois très épaisses sont parcourues de fins canalicules mettant en relation les cellules voisines; la région péricyclique est jalonnée par des îlots fibreux volumineux, dont les cellules ont une lumière très réduite, les fibres du liber secondaire sont aussi très abondantes; elles forment des paquets répartis plus ou moins régulièrement en deux zones concentriques; enfin, la zone périmédullaire présente aussi des faisceaux de cellules sclérifiées à parois très épaisses, tandis que la région centrale de la moelle est parsemée de nombreuses cellules scléreuses, de grande taille, analogues à celles de la partie interne de l'écorce.

Chez le rejet, les éléments scléreux de l'écorce n'existent plus, les fibres péricycliques sont moins abondantes et moins différenciées; les fibres libériennes à parois plus minces forment de longs arcs peu épais répartis en une seule zone circulaire; les îlots périmédullaires ne comptent que quelques cellules et la moelle s'est sclérifiée sans que l'épaisseur des parois cellulaires se soit sensiblement accrue.

La structure est en outre caractérisée : 1° par une réduction d'épaisseur de l'écorce qui, faute d'éléments ligneux, n'a pu réagir comme celle de la branche contre les pressions; les cellules y sont aplaties tangentiellement avec des cloisons radiales secondaires, ou complètement détruites; 2° par le développement faible du liber secondaire par rapport au bois; 3° par le mauvais aoûtement de celui-ci; 4° par un développement moindre de la moelle. Ce caractère est plus accusé que chez le *P. nigra*.

Le limbe de la feuille du rejet possède les mêmes caractères distinctifs du limbe normal que dans l'espèce précédente : épiderme à cellules plus grandes et moins différenciées, faible développement du tissu palissadique, abondance du tissu lacuneux très peu dense; les variations que nous observons dans les tissus des pétioles sont également de

même sens que chez *P. nigra*; l'indigence des éléments de soutien chez le pétiole du rejet s'accuse encore davantage; les faisceaux ne sont bordés que de collenchyme dans lequel apparaissent, çà et là, quelques cellules sclérifiées.

Enfin, au point de vue de la course des faisceaux dans les pétioles, nous trouvons encore ici une simplification considérable du côté du rejet. Les figures 25 et 26 montrent comparativement des coupes pratiquées à la base du limbe dans un pétiole de rejet et dans un pétiole normal. Chez le second, on trouve quatre arcs libéroligneux plus ou moins fermés sur eux-mêmes superposés, tandis que le premier ne possède qu'une ellipse inférieure surmontée de deux faisceaux accolés.

3. Populus alba.

Il paraît superflu de parler de cette espèce qui se comporte comme les précédentes au point de vue des caractères de structure externe et interne particuliers aux rejets. Je n'en fais mention que pour insister d'avantage sur les simplifications de structure qu'offrent les feuilles des drageons, dans le genre *Populus* et afin de montrer la tendance de ces feuilles vers un même type chez les diverses espèces, par suite d'une atténuation des caractères spécifiques.

Le caractère morphologique saillant de la feuille de *P. alba* est sa lobation très accentuée; les lobes sont au nombre de cinq principaux. Chaque lobe reçoit une grosse nervure principale saillante du côté de la face inférieure qui est très velue; le pétiole est moins allongé par rapport au limbe que dans les espèces précédentes, arrondi sur une assez grande longueur et moins aplati à la caractéristique; aussi les feuilles de *P. alba* n'ont-elles pas la mobilité de celles de *P. Tremula* ou de *P. nigra*.

La feuille du rejet se distingue par une lobation toujours très atténuée, qui même, la plupart du temps, n'est plus indiquée que par des dents un peu plus saillantes que celles découpant tout le bord du limbe, par son aspect

cordiforme à la base, par un pétiole court et assez trapu; dans son ensemble elle ressemble beaucoup à la feuille d'un rejet de Tremble au point de faire hésiter sur la détermination de l'espèce, si l'on ne se reporte à l'arbre lui-même qui a fourni le rejet.

L'examen du système libéroligneux du pétiole conduit aux mêmes conclusions; sans nous attacher à suivre la marche des faisceaux, si nous nous contentons de coupes pratiquées à la caractéristique, nous trouvons chez le pétiole normal, trois ellipses libéroligneuses superposées (Pl. III, fig. 28) et chez le pétiole du rejet, une seule ellipse surmontée de deux faisceaux non coalescents (fig. 27).

RÉSUMÉ

Si l'on compare entre eux les rejets des diverses espèces du genre *Populus*, on est frappé des grandes analogies qu'ils présentent et l'on est amené à concevoir un type simple qui serait le terme de convergence de ces espèces. Il est rationnel de supposer que ce type a été le point de départ des formes actuelles et que le développement rapide et en quelque sorte abrégé des drageons produit une simplification de structure, une atténuation des caractères, qui marquent une régression vers ce type ancestral.

D'une part la structure de la tige normale est à peu de chose près la même chez les diverses espèces; les tiges radicales se distinguent toujours par la réduction des éléments de soutien et la différenciation moindre de chaque tissu; d'autre part, et c'est là le caractère de convergence le plus saillant, les feuilles des diverses espèces, si nettement caractérisées quand il s'agit des branches normales, deviennent fort semblables chez les rejets, et par la forme générale du limbe et par la marche des éléments libéroligneux dans les pétioles.

L'étude que nous en avons faite, nous a montré, pour le pétiole normal le maximum de complexité chez *P. nigra*,

dont le pétiole très allongé présente à la caractéristique l'aplatissement maximum, avec un système libéroligneux formé de quatre anneaux superposés, surmontés eux-mêmes de deux petits faisceaux latéraux; chez *P. Tremula*, nous ne trouvons plus que quatre anneaux superposés avec un aplatissement et une longueur moindre du pétiole; ces deux caractères s'atténuent encore chez *P. alba* qui ne possède plus à la caractéristique que trois anneaux vasculaires. Les deux dernières espèces se rapprochent plus entre elles que chacune d'elles ne se rapproche de *P. nigra*.

Si nous examinons les rejets, nous voyons partout une grande simplification de structure, mais l'ordre de complexité décroissante reste le même que pour les branches normales, avec une diminution de la distance qui sépare deux espèces.

La caractéristique, chez *P. nigra*, possède deux anneaux vasculaires surmontés de deux faisceaux, tandis que chez les deux autres espèces, nous ne trouvons plus qu'un anneau et deux faisceaux latéraux supérieurs plus ou moins rapprochés.

Enfin nous devons remarquer que cette différenciation décroissante ne tend pas vers un type purement hypothétique, mais vers celui qui est réalisé chez les Saules où le pétiole ne possède qu'un arc libéroligneux provenant de transformations analogues à celles qu'on observe, par exemple, pour les feuilles de rejet chez *P. Tremula*; cette espèce se rapproche en outre du groupe des Saules par la répartition très uniforme des vaisseaux dans le bois secondaire, tandis que ces vaisseaux sont plus ou moins groupés chez les autres.

4. Ulmus campestris.

Les rejets de l'Orme sont extrêmement nombreux et leur production est tout à fait normale; leur développement est plus régulier et leur végétation moins exubérante que chez la plupart des espèces fournissant des rejets; les tiges

qu'ils fournissent sont assez bien différenciées et présentent des chances de conservation; les bourgeons axillaires inférieurs sont bien constitués et se développent souvent dès la première année ; les supérieurs sont très petits et le bourgeon terminal n'a souvent pas achevé sa différenciation à la fin de la saison.

Les feuilles, à moins de conditions très favorables, sont plus petites que les feuilles normales; comme elles, elles varient beaucoup dans leur forme et leurs dimensions avec les individus; il faut donc toujours les comparer aux feuilles de l'arbre qui a fourni le rejet considéré ; elles ont un pétiole plus court, sont moins épaisses et d'un vert plus clair et présentent, comme les feuilles de la tige issue de graine, de petites stipules qui persistent pendant presque toute la saison. Les feuilles ont la même disposition chez la branche et le rejet, mais sur la tige provenant de germination, elles sont fréquemment opposées.

Les principaux caractères anatomiques du rejet par rapport à la branche sont :

Un plus grand développement de l'écorce, avec des zones d'écrasement, plus considérables, contenant de vastes lacunes, un péricycle moitié moins épais et moins sclérifié, une disposition sensiblement différente des vaisseaux; chez la branche, les vaisseaux sont répartis d'une façon assez uniforme, suivant des zones circulaires et sont rares dans les dernières formations de la saison ; chez le rejet, ils sont encore assez abondants dans cette zone externe de l'anneau ligneux et sont plutôt groupés suivant des files radiales. Citons encore une réduction notable de la moelle, une zone périmédullaire restant longtemps à l'état parenchymateux.

Quant au retard de lignification du bois, il est peu sensible dans cette espèce et le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois est de même ordre chez les deux tiges ; ces deux caractères sont les indices d'une différenciation plus profonde que celle qui est habituelle aux rejets; ils correspondent à une croissance moins rapide.

Les feuilles, malgré leurs analogies extérieures avec les feuilles normales, présentent comme toujours une réduction notable dans l'épaisseur du tissu palissadique, causée par la diminution de profondeur des cellules qui le constituent.

5. Robinia Pseudacacia.

Les rejets apparaissent souvent chez le Robinier à une assez grande distance de l'arbre qui les fournit ; ils naissent en général isolément, quelquefois groupés par deux ou trois, sur de longues racines assez grêles, nées de la racine principale; celle-ci est pivotante au début; aussi les racines porte-drageons sont-elles quelquefois à une assez grande profondeur ; le rejet avant d'émerger présente une végétation souterraine et ses nœuds inférieurs portent des écailles ; la partie souterraine mesure en moyenne 2 décimètres ; elle est d'un diamètre beaucoup plus considérable que la partie aérienne ; la transition entre les deux régions se fait d'une façon brusque. La pousse aérienne ne représente en somme qu'une partie de la végétation de l'année ; aussi est-elle fort peu développée par rapport à la branche ; beaucoup plus courte et plus grêle, ses entre-nœuds sont moins allongés que ceux de la branche et même que ceux d'une tige provenant de germination ; les feuilles sont petites, rappellent assez celles de *Coronilla varia* et possèdent leur nombre normal de folioles dès la base de la tige; ces folioles de faible dimension, surtout pour les feuilles de la base, sont arrondies, légèrement cordiformes à l'extrémité avec un petit mucron prolongement de la nervure médiane; les stipules sont très réduites, formant de courtes épines, parfois même complètement avortées ; le renflement moteur est beaucoup moins différencié que pour les feuilles de la branche ; ces feuilles sont assez semblables à celles des jeunes plants issus de germinations, mais de dimensions moindres et sans présenter comme celles-ci toutes les transitions entre la feuille primordiale unifoliolée et les feuilles complètes à dix-neuf folioles.

Les caractères anatomiques sont pour la plupart ceux que nous avons déjà signalés, avec cette restriction qu'il y a lieu de tenir compte de la structure spéciale de la partie souterraine. Celle-ci est caractérisée par un liège profond exfoliant toute l'écorce primaire formée de grandes cellules parenchymateuses rapidement mortifiées, par un anneau discontinu et peu épais de fibres péricycliques, par un faible développement des formations libéroligneuses secondaires; par la réduction de la moelle qui reste cellulosique et se détruit peu à peu.

La partie aérienne possède comme la branche et la tige primordiale un liège sous-hypodermique, mais ce liège est tardif et n'apparaît que dans les entre-nœuds inférieurs, où il est même peu épais; chez la branche, il est abondant d'un bout à l'autre; il présente un développement intermédiaire chez la tige primordiale.

Les fibres péricycliques forment un anneau complet, mais sont moins différenciées que dans la branche; le liber secondaire présente un faible développement par rapport au bois et se montre dépourvu de fibres.

La répartition des cellules à tanin fournit des différences très nettes ; chez la branche on en trouve dans le liber et dans la zone périmédullaire ; les cellules localisées dans le liber sont réparties assez uniformément surtout dans la couche externe de ce tissu ; celles qui sont localisées dans la zone périmédullaire sont groupées par quatre ou cinq vis-à-vis des pointes primaires du bois ; chez la tige primordiale le liber ne possède plus de cellules tanifères et sur une coupe transversale, la zone périmédullaire n'en montre que quelques très rares isolées ; c'est également ce qui se présente chez la partie souterraine de la pousse sur racine, mais dans la partie aérienne la disposition est la même que chez la branche, le nombre des cellules étant un peu inférieur ; celles de la zone périmédullaire forment des îlots de trois à quatre cellules seulement.

Enfin la structure du pétiole offre aussi quelque diffé-

rence. Le pétiole normal et celui d'une feuille née sur la tige primordiale présentent sur leur face supérieure une rainure très accusée, limitée par deux rebords saillants possédant chacun un cordon vasculaire ; celui d'une feuille de rejet au contraire est presque plan à la partie supérieure et les deux cordons vasculaires ne font nullement saillie ; sa région corticale est plus développée, l'anneau complet de fibres qui entoure les formations libéroligneuses est moins épais ; enfin, et c'est là un trait commun au rejet et à la tige de germination, les faisceaux libéroligneux sont soudés entre eux de façon à former un anneau à peine interrompu ; chez la branche, au contraire, les faisceaux sont bien mieux individualisés.

6. Betula alba.

Le Bouleau ne fournit guère de rejets dans les conditions normales de végétation ; des rejets apparaissent sur les racines surtout après exploitation ; ils sont assez vigoureux, subsistent d'une année à l'autre et forment rapidement des taillis touffus. Ils sont de dimension supérieure aux branches normales pour le diamètre, la longueur totale et l'allongement des entre-nœuds ; les bourgeons, beaucoup moins imparfaits que ceux des rejets des peupliers, sont assez bien différenciés et protégés, moins cependant que ceux de la branche ; d'ailleurs les bourgeons axillaires se développent généralement dès la première année et le même phénomène se reproduisant plusieurs années consécutives fournit rapidement des arbustes assez rameux. L'épiderme de la tige est pubescent et persiste pendant toute la saison.

Les feuilles sont beaucoup plus grandes que les feuilles normales, à dents plus larges et moins aiguës, très cordiformes à la base ; leur pétiole est plus court relativement à la longueur du limbe et plus épais (Pl. II, fig. 3, *feuille normale* ; fig. 4, *feuille d'un rejet*) ; l'épiderme porte des poils sur les deux faces, mais particulièrement sur l'infé-

rieure, où les nervures sont très saillantes ; les stipules ne persistent guère plus longtemps que sur la branche ; les feuilles portées par les rameaux de deuxième ordre accusent par leur taille, leur forme et l'ensemble de leurs caractères une tendance rapide vers le type normal.

Les rejets offrent une grande analogie avec les jeunes plants issus de germination au point de vue de la différenciation morphologique ; seulement l'évolution de la feuille est plus complète chez les seconds.

Au point de vue anatomique, la tige du rejet se distingue par le faible développement du liège et du collenchyme hypodermique, par les dimensions plus considérables des cellules corticales, la minceur de leurs parois favorisant la destruction précoce d'un grand nombre d'entre elles et la formation rapide de vastes lacunes, par la pénurie de l'oxalate de calcium dans l'écorce, le liber et la moelle, par la continuité et l'homogénéité du sclérenchyme péricyclique.

En effet, dans la branche le péricycle est formé par des paquets assez épais de petites fibres polyédriques, laissant entre eux de grandes cellules, longtemps parenchymateuses, qui ne se lignifient que tardivement complétant ainsi l'anneau scléreux. Chez le rejet on ne trouve guère que les premières fibres, peu adhérentes les unes aux autres, disposées en longs arcs à peine séparés par quelques cellules de parenchyme (1) ; pour ce qui est du tissu vasculaire, les caractères différentiels sont les mêmes que dans les exemples précédents.

La structure de la tige issue de germination est intermédiaire, mais se rapproche plus de celle du rejet.

La forme de la caractéristique est différente chez les diverses feuilles ; presque ronde pour celles du rejet avec une petite cavité à la partie supérieure, la caractéristique possède un

(1) Cette différence dans la structure du sclérenchyme péricyclique a été déjà signalée par M. Flot à propos de la comparaison de la structure d'une branche de l'année et d'une tige provenant de germination. — Flot, *Recherches sur la structure comparée de la tige des arbres* (Rev. gén. de Bot., t. II, 1890).

gros arc libéroligneux à concavité tournée vers le haut : chez la branche, elle est plus étalée et l'arc vasculaire central moins courbé détache sur les côtés deux faisceaux. Les divers tissus des pétioles présentent des différences de même ordre que ceux des tiges ; seulement le bois possède chez le rejet des vaisseaux beaucoup plus gros et des rayons médullaires plus larges et cellulosiques. Quant au limbe, il a chez la feuille normale une ou deux assises de palissades bien différenciées, tandis que, chez la feuille du rejet, on ne trouve plus qu'une assise palissadique dont les cellules sont à peine plus profondes que larges.

7. Lycium barbarum.

Les rejets prennent naissance assez profondément dans le sol ; la végétation de la première année est donc représentée par une partie aérienne et une partie souterraine ; celle-ci mesure en moyenne deux décimètres ; elle est plus ou moins sinueuse et son écorce, qui se mortifie et s'exfolie de bonne heure, par suite de la formation d'un liège profond, lui donne un aspect crevassé et un diamètre irrégulier ; la partie aérienne, au contraire, est lisse et présente de faibles cannelures longitudinales ; la disposition des feuilles est souvent irrégulière ; à côté d'entre-nœuds très allongés, on peut trouver un groupe de trois à quatre feuilles se détachant presque au même niveau, par suite d'un arrêt de croissance des entre-nœuds correspondants ; enfin le rejet ne présente pas de rameaux la première année.

La branche et la tige primordiale présentent au contraire des côtes plus saillantes, correspondant aux insertions des feuilles ; la première donne naissance à des rameaux à développement limité se terminant en épines ; la seconde ne commence à donner de courts rameaux que vers l'extrémité ; ceux-ci ne sont pas épineux. Les feuilles présentent une forme et une dimension analogues sur les diverses tiges ; cependant, quand sur le rejet plusieurs feuilles se détachent

vers le même niveau elles sont particulièrement petites.

Les caractères anatomiques de la partie aérienne du rejet sont, par rapport à la branche : Un développement plus considérable de l'écorce, une formation très tardive du liège, (ce tissu n'existe que tout à fait à la base, tandis que sur la coupe moyenne d'une branche, on en compte déjà huit assises) ; une absence presque complète des cellules à granulations cristallines très abondantes chez la branche, surtout dans le liber secondaire et dans la moelle ; chez la pousse radicale, on en trouve un très petit nombre dans l'écorce, qui persiste longtemps, par suite de l'absence du liège.

Le liber secondaire n'est guère moins développé que dans la branche ; la différence porte surtout sur le liber périmédullaire, qui est moitié moins épais dans le rejet et s'étend en zone presque continue, tandis que chez la branche, mieux individualisé, ce liber forme de véritables faisceaux ; ceux-ci composés de cellules très petites compriment le parenchyme médullaire et produisent à leur limite interne une zone d'écrasement, où les cellules sont détruites. Dans le drageon, le liber interne est faiblement collenchymateux et la zone d'écrasement très peu indiquée.

Quant au bois, ses vaisseaux sont plus localisés chez la branche et forment des arborisations vis-à-vis des faisceaux de liber interne ; chez le rejet, ils sont épars dans toute la couche et leur répartition quelconque paraît en rapport avec la localisation moins accentuée du liber interne.

Enfin la partie souterraine du rejet est caractérisée par la formation de deux assises productrices de liège ; l'une, très précoce, sous-hypodermique, arrête bientôt son développement par suite de la différenciation de l'assise profonde normale. L'écorce et la moelle sont très développées et le liber interne ne forme plus qu'un faible bourrelet autour de la moelle.

8. Cratægus Oxyacantha.

Les rejets de cette plante sont fournis par les racines et donnent naissance à des tiges fort bien différenciées et présentant de bonnes conditions de durée ; elles deviennent beaucoup plus longues que les rameaux normaux et se distinguent par les grandes dimensions de leurs feuilles : celles-ci possèdent trois lobes principaux, deux latéraux et un terminal subdivisé lui-même en lobes secondaires ; chaque feuille est munie de deux grandes stipules présentant elles-mêmes plusieurs lobes incisés, dentés ; chaque stipule est presque aussi grande qu'une feuille normale. L'épiderme de la tige et des feuilles porte de nombreux poils tandis que l'épiderme de la branche est glabre.

Ces pousses ont une grande analogie avec celles qui se produisent dans les haies d'aubépine à la suite de la taille ; celle-ci en supprimant un grand nombre de bourgeons favorise la croissance de ceux qui restent par un apport de sève plus considérable ; c'est la production artificielle de ce qui arrive normalement pour les drageons.

Les bourgeons qui naissent à l'aisselle des feuilles donnent naissance aussi bien chez le rejet que chez la branche à des aiguillons, mais plus faibles chez le premier.

Si maintenant nous comparons la différenciation des tissus de la branche ou de la feuille, nous la trouvons à peu près identique chez les deux tiges ; le rejet possède un diamètre supérieur en rapport avec sa longueur, mais il le doit à un développement proportionnel des divers tissus plutôt qu'à la prédominance de certains d'entre eux. Par exemple, les dimensions de l'écorce et de la moelle, le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois, de l'épaisseur du tissu palissadique à celle du tissu lacuneux sont de même ordre de part et d'autre et les faibles différences observées pourraient passer complètement inaperçues, si les observations faites sur les espèces précédentes ne permettaient d'en prévoir le

sens. Cependant le sclérenchyme péricyclique est notablement moins développé chez le rejet.

Nous avons en somme affaire à des tiges dont la croissance exubérante et rapide est suivie d'une différenciation poussée presque aussi loin que chez la branche ; ce fait peut provenir soit de ce que les branches des arbustes ont une structure moins parfaite que celle des arbres, soit de ce que leurs drageons sont placés dans de meilleures conditions de développement ; les deux causes paraissent agir simultanément avec prédominance de la première.

9. Ligustrum vulgare.

Les rejets, abondants sur les racines qui circulent à fleur de sol, acquièrent sensiblement la même longueur que les branches de l'année, mais ils sont d'un diamètre plus considérable surtout aux entre-nœuds inférieurs ; ils portent des feuilles environ deux fois plus larges que les feuilles normales, moins épaisses et d'un vert plus clair. Les bourgeons axillaires sont bien différenciés, moins gros cependant que ceux de la branche. Les nœuds de celle-ci sont fortement renflés, tandis que le diamètre du rejet varie peu au point où se détachent les feuilles.

Au point de vue anatomique il n'y a pas de différence essentielle entre les deux tiges : les proportions des divers tissus restent les mêmes de part et d'autre avec de légères variations dans le sens de celles que j'ai déjà signalées. Le bois présente un retard de lignification assez accentué, même à la base de la tige. Quant à la feuille, son épaisseur chez le rejet n'est guère que les 2/3 de celle de la feuille normale ; les épidermes sont formés de cellules plus grandes chez le rejet, mais la différence est surtout sensible pour l'épiderme supérieur, composé de cellules à contours ondulés (Pl. II, fig. 7 et 8) ; le tissu palissadique ne comprend qu'une assise de cellules au lieu de deux comme chez la feuille normale, où il est deux fois plus épais ; quant

au tissu lacuneux, il présente la même épaisseur de part et d'autre, ce qui correspond à un développement proportionnel plus considérable chez le rejet.

Les exemples suivants sont relatifs à des espèces qui ne donnent pas de bourgeons radicaux; les rejets qu'elles forment, quoique d'origine différente, présentent cependant des caractères distinctifs du même ordre que ceux signalés jusqu'à présent.

10. Quercus Robur.

A. — Morphologie externe.

Tandis que le Chêne Tauzin et l'Yeuse présentent un abondant drageonnement des racines en dehors de toute exploitation, le Chêne Liège fournit rarement des rejets radicaux et le Chêne Rouvre n'en donne jamais (1). Quand on coupe l'arbre, en ne laissant subsister que la racine, l'individu est définitivement détruit; aussi recommande-t-on, dans la pratique, de laisser une partie de la base du tronc; on voit alors des touffes de rejets, comprimés les uns contre les autres, émerger à la périphérie de la section; d'autres au contraire sortent de terre et, si l'on recherche leur origine, on voit qu'ils proviennent de rameaux du tronc principal, gros, courts et demeurés souterrains.

Toutes ces tiges ont une croissance extrêmement rapide, un feuillage vert tendre et présentent les signes d'imperfection qui se retrouvent chez les rejets de racines : un diamètre rapidement décroissant de la base au sommet, des entre-nœuds allongés, des bourgeons mal différenciés ; les feuilles moins larges que les feuilles normales ont la plupart du temps une lobation grossière ; les tiges sont vertes par

(1) Royer, *Loc. cit.*

suite de la tardiveté du liège. Ces rejets, comme ceux des peupliers, sont presque complètement détruits d'une année à l'autre ; ils ne subsistent que par la base, où quelques bourgeons plus vigoureux parviennent souvent à se développer; le même mode de destruction continuant plusieurs années de suite donne aux pousses du Chêne leur aspect buissonnant.

B. — Morphologie interne.

On sait que le liège est sous-épidermique chez le Chêne; il a cette origine pour toutes les branches et même pour la tige primordiale, sauf, toutefois, dans la région tigellaire où il est profond; il ne prend son origine sous-épidermique qu'à partir de la première feuille normale. Ce caractère se retrouve chez les rejets; le liège y est profond aux entrenœuds inférieurs, dans la région qui ne porte que des feuilles très rudimentaires ; l'assise génératrice subérophellodermique se rapproche progressivement de l'épiderme et devient plus haut sous-épidermique.

Les différences relatives au développement des divers tissus, observées chez les arbres décrits précédemment, se retrouvent chez le Chêne et même parfois particulièrement accentuées. Ce sont surtout relativement aux rejets: augmentation de l'épaisseur de l'écorce, collenchyme cortical formant une faible couche de cellules à parois peu épaisses, réduction des éléments de soutien, diminution du rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois, développement moindre de la moelle.

Pour les feuilles, il est intéressant de comparer le développement des divers tissus du limbe chez le rejet, la branche normale et les tiges provenant de germinations âgées d'un an ou de deux ans. C'est ce qu'indique le tableau suivant :

	ÉPAISSEUR totale du limbe.	ÉPIDERME supérieur et inférieur au total.	TISSU lacuneux.	TISSU palissadique.
Rejet................	128 μ	23 μ	72 μ	33 μ (1 assise).
Feuille de 1re année sur la tige primordiale..	146 μ	29 μ	72 μ	45 μ (1 assise).
Feuille de 2e année sur la même tige....	161 μ	30 μ	54 μ	77 μ [2 assises { 49 μ, 28 μ]
Branche normale.....	191 μ	26 μ	49 μ	116 μ [2 assises { 58 μ, 58 μ]

Les chiffres précédents nous montrent, comme nous l'avions déjà mis en évidence pour d'autres espèces, que les feuilles de la tige primordiale sont intermédiaires entre celles du rejet et celles de la branche normale; en parcourant le tableau dans le sens descendant, nous voyons une augmentation de l'épaisseur de la feuille au profit du tissu assimilateur, qui tend à se constituer en deux assises, sensiblement égales, occupant dans leur ensemble les 5/8 de l'épaisseur du limbe. Cette progression du tissu palissadique est corrélative d'une diminution dans les dimensions des cellules épidermiques, qui se cutinisent plus fortement et dans l'importance du tissu lacuneux.

Les pétioles des diverses feuilles se distinguent aisément sur des coupes pratiquées à la caractéristique (Pl. III, fig. 29, 30, 31). La caractéristique d'un pétiole de feuille normale de Chêne présente un anneau presque continu de sclérenchyme en forme d'ellipse aplatie (fig. 29) ; il est doublé d'un anneau de liber et d'un anneau de bois formés de faisceaux assez intimement soudés ; à l'intérieur se trouve la zone dite médullaire, qui en réalité appartient au méristème vasculaire de la feuille et, par conséquent, est capable de différencier des éléments conducteurs ; en effet, cette zone contient dans le pétiole normal décrit par Petit (1)

(1) Petit, *Loc. cit.*

un gros faisceau libéro-ligneux dont le bois est tourné vers le haut et le liber vers le bas. Ce faisceau se raccorde avec l'anneau qui l'entoure ; pour s'en rendre compte, il suffit de suivre la marche du système libéro-ligneux dans le pétiole ; nous constatons que l'anneau d'abord ouvert se ferme en se recourbant sur lui-même ; ses bords se replient vers l'intérieur et en se soudant forment un anneau externe entourant complètement le faisceau interne. C'est précisément la formation de ce faisceau interne qui permet de différencier les divers pétioles.

Chez le pétiole de la feuille née sur la tige primordiale (1re année) le faisceau intramédullaire se forme presque dès la base et à la caractéristique il a complètement disparu (fig. 30); chez le pétiole de la feuille normale ou même de la feuille de deuxième année, le faisceau intramédullaire se forme dans le dernier tiers du pétiole et il occupe presque tout l'espace médullaire à la caractéristique ; enfin, dans le pétiole du rejet (fig. 31) il commence à peine à se former à la caractéristique et n'est bien développé que dans la nervure médiane.

11. Syringa vulgaris.

Les branches qui naissent à la base des plants de lilas se trouvent souvent enterrées soit naturellement, soit artificiellement; elles s'adaptent alors au milieu souterrain, où elles végètent un certain temps en développant des racines adventives. A un moment donné, soit le bourgeon terminal, soit un ou plusieurs bourgeons axillaires se redressent en vertu d'un géotropisme négatif absolu et émergent du sol, donnant naissance à des pousses vigoureuses ; il en résulte de véritables marcottes.

J'ai été frappé de la morphologie spéciale de ces pousses qui apparaissent quelquefois assez loin du pied principal, par suite d'une longue période de végétation souterraine et des analogies qu'elles présentent avec les rejets radicaux

d'autres espèces. C'est qu'elles se trouvent placées dans des conditions de même nature, puisqu'elles ont à leur disposition outre le système absorbant de l'arbuste, celui que forment les racines adventives nées sur les branches qui les portent. J'ai donc comparé les marcottes aux branches de l'année, les deux tiges étant choisies sur le même rejet.

Le rejet atteint une longueur à peu près double de celle de la branche ; il a différencié sensiblement le même nombre de paires de feuilles de 10 à 11 ; ses entre-nœuds sont donc en moyenne deux fois plus longs ; la différence est surtout sensible pour les entre-nœuds moyens, car ceux des extrémités ont des longueurs comparables sur les deux tiges.

Les diamètres du rejet et de la branche mesurés à la base sont à peu près les mêmes, mais comme le diamètre diminue proportionnellement à la longueur, les derniers entre-nœuds du rejet sont beaucoup plus grêles que ceux de la branche.

Les feuilles sont en moyenne plus grandes que celles de la branche ; elles sont caractérisées par leur forme plus arrondie (Pl. II, fig. 5, 6), parfois plus large que longue, par leur limbe décurrent sur une partie du pétiole.

Les bourgeons axillaires sont peu développés sur la marcotte, quel que soit leur niveau ; alors que ceux de la branche se différencient d'autant mieux qu'ils appartiennent à un nœud plus élevé. Il arrive la plupart du temps que le bourgeon terminal avorte chez la branche ; les bourgeons axillaires de la dernière paire de feuilles sont alors très gros et fournissent l'année suivante une ramification dichotomique ; chez la marcotte ce fait est exceptionnel, le bourgeon terminal est bien différencié, les axillaires sont petits, et l'année suivante l'activité végétative est encore dirigée suivant l'axe principal.

Les caractères anatomiques de ces marcottes par rapport aux branches ne diffèrent pas de ceux que nous avons vus très accentués chez certains drageons. Il faut surtout signaler chez la marcotte et par rapport à la branche un plus grand

développement de l'écorce, une réduction de la moelle, et dans le nombre et la différenciation des fibres péricycliques ; chez la feuille, une moindre épaisseur du limbe et du tissu palissadique, un accroissement du tissu lacuneux et des dimensions de l'épiderme. La réduction du tissu palissadique ne porte pas sur le nombre de ses assises, mais sur leur forme ; il y a, comme chez la feuille normale deux assises de palissades, mais elles sont presque moitié moins profondes ; signalons enfin dans la structure du pétiole l'ouverture plus considérable à la caractéristique de l'arc libéro-ligneux, qui est au contraire replié sur lui-même chez le pétiole normal.

12. Punica Granatum.

Les pousses naissent chez cette espèce à la base du tronc, sur la partie qui est enterrée. Elles se distinguent par la disposition des feuilles verticillées par trois avec alternance d'un verticille au suivant, alors que les branches ont les feuilles opposées, ce qui caractérise, chez les Myrtacées, la tribu des Punicées. Les rameaux axillaires se développent de bonne heure sur les rejets comme sur les branches et portent toujours, même chez les premiers, des feuilles opposées; il y a donc retour rapide au type normal.

La disposition différente des feuilles donne aux tiges un aspect spécial; la branche ne présente que deux cannelures limitées par quatre côtes tandis que le rejet est sillonné par trois cannelures limitées par six côtes ; enfin les feuilles du rejet sont d'un vert terne et plus grandes que les feuilles de la branche qui sont luisantes.

Au point de vue anatomique, les différences observées sont relatives plutôt à la marche du développement qu'à l'aspect définitif des tissus; c'est ainsi que des coupes transversales, pratiquées dans les plus jeunes entre-nœuds, montrent chez la branche un développement du bois beaucoup plus considérable suivant les arcs qui correspondent

à l'insertion des feuilles et, chez le rejet, un développement à peu près uniforme sur toute la circonférence. Le péricycle, formé de plusieurs assises de cellules, donne naissance extérieurement à des îlots collenchymateux beaucoup mieux différenciés chez la branche, mais rapidement exfoliés par la formation du liège dans la région interne du péricycle. Ce tissu secondaire étant plus tardif chez le rejet, le collenchyme conserve plus longtemps son rôle et présente parfois çà et là des traces de lignification; le liber interne acquiert de bonne heure une certaine épaisseur dans la branche, alors qu'il est à peine formé de quelques cellules périmédullaires chez le rejet.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES POUR LES VÉGÉTAUX LIGNEUX

En résumé, les rejets des végétaux ligneux, quelle que soit leur origine, tendent à prendre des caractères de plantes herbacées; d'une manière générale, plus l'espèce considérée est ligneuse et plus les différences qui existent entre les rejets et les branches se trouvent accentuées; très nettes chez les arbres, elles sont d'une observation plus délicate chez les arbustes et les plantes frutescentes.

Ces différences peuvent être considérées soit au point de vue du développement, soit au point de vue de la morphologie externe ou interne.

Les rejets ont un développement beaucoup moins régulier que les branches; leur période végétative commence en général plus tard et se poursuit plus longtemps. Il en résulte une difficulté de comparaison que nous avons éludée, en ne considérant que des échantillons moyens ayant parcouru une période complète de développement. Les rejets ont une végétation exubérante, une croissance rapide; la différenciation profonde des tissus est en retard sur la prolifération des cellules; ce fait est particulièrement net relativement à la formation du bois secondaire, qui ne se lignifie que très tardivement.

Au point de vue de la morphologie externe, les rejets se distinguent :

1° Par leur longueur plus considérable qui correspond plutôt à un plus grand développement des entre-nœuds qu'à une augmentation de leur nombre ;

2° Par la faible différenciation des bourgeons en général et leur protection insuffisante ; souvent le bourgeon terminal est encore dissocié au moment des premières gelées et l'extrémité de la tige périt en pleine végétation. Les bourgeons axillaires, si l'on en excepte les plus inférieurs, sont en général très peu apparents ; l'activité de la plante se localise surtout sur l'axe principal, à un tel point que, chez le Lilas, par exemple, le bourgeon terminal subsiste au lieu d'avorter comme il arrive normalement chez la branche.

Les feuilles sont presque toujours plus grandes chez les rejets, de forme plus simple ; leur pétiole est plus court, leur limbe plus mince, de teinte plus claire ; elles possèdent des stipules plus développées et persistant plus longtemps.

Au point de vue de la morphologie interne, on peut dire que le rejet se caractérise par une différenciation moins profonde des tissus, en particulier des tissus de protection et de soutien. L'écorce est plus épaisse que celle de la branche, mais elle est plus homogène, contient peu ou point d'éléments scléreux, présente un liège tardif et peu abondant. Les fibres péricycliques sont moins nombreuses, moins différenciées et forment des groupes moins compacts. L'assise génératrice libéro-ligneuse donne une faible proportion de liber, au contraire, un bois abondant ; le bois présente toujours un aoûtement imparfait ; les vaisseaux y sont répartis plus uniformément que dans le bois de la branche ; ce fait est surtout évident chez les espèces où les vaisseaux sont normalement localisés. Enfin la moelle est presque toujours plus réduite chez le rejet.

Chez les espèces qui présentent des îlots libériens internes,

la réduction du liber externe par rapport à celui de la branche est faible; la différence de développement porte surtout sur le liber interne.

Il y a lieu de faire une mention spéciale pour la base de la tige, c'est-à-dire pour la région qui sépare la racine du premier nœud; par sa position elle est un peu l'équivalent de l'axe hypocotylé d'une tige issue de germination et, de fait, on peut lui appliquer par rapport à la région caulinaire la plupart des caractères de la région tigellaire; les différences de structure se produisent dans le même sens, mais pas toujours au même degré.

Parmi les caractères de la région tigellaire, que j'emprunte à M. Flot (1), ceux qui peuvent être énoncés pour la partie basilaire des tiges d'origine radicale sont :

1° L'apparition précoce du liège qui peut parfois naître plus profondément que dans la région caulinaire;

2° Le grand développement de la zone parenchymateuse externe;

3° Une différenciation moindre dans la zone externe de l'écorce;

4° La grande réduction du sclérenchyme;

5° Le grand développement du bois;

6° La faible lignification des éléments ligneux;

7° La réduction du diamètre de la moelle.

Si l'on pratique des coupes transversales de la tige, à l'intérieur même de la racine, on constate que tout à fait à la base, la moelle caractérisée par ses cellules isodiamétriques fait entièrement défaut; le méristème du cylindre central, sous l'afflux de sève, s'est d'abord différencié en éléments allongés dans le sens longitudinal, comparables à ceux de la région périmédullaire. Les éléments conducteurs se forment un peu partout et sans ordre régulier et les formations secondaires entrent presque immédiatement en jeu. Un peu plus haut apparaissent au centre de la tige

(1) Flot, *Recherches sur la structure comparée de la tige des arbres* (Rev. gén. de Bot., t. II, 1890).

quelques cellules vraiment médullaires, mais la moelle ne prend que lentement ses dimensions définitives.

La feuille se distingue par un tissu palissadique moins épais, formé d'éléments moins différenciés; par un tissu lacuneux abondant et peu dense; enfin l'épiderme présente des cellules plus grandes que celui de la feuille normale; l'épiderme de la face supérieure est aussi moins différent de celui de la face inférieure.

Ces divers caractères correspondent tous à une simplification; la structure générale d'un rejet peut donc être considérée comme représentant un état de régression; l'observation de diverses espèces d'un même genre (cas des peupliers) nous a montré une tendance vers un type simple commun; sans vouloir en tirer de conséquence trop précise, ne peut-on voir là un retour convergent vers une forme ancestrale ?

La jeune plante d'un an, issue de semis, tient le milieu par ses caractères de forme et de structure entre la branche normale et le rejet; elle a plutôt le port général et la morphologie externe du rejet; elle est presque aussi perfectionnée au point de vue anatomique que la branche; on pourrait la définir comme un rejet mieux conformé pour se perpétuer.

Les caractères tirés de la feuille chez la plante en germination sont particulièrement intéressants; ils sont bien franchement intermédiaires au point de vue de la taille et de la forme des cellules épidermiques, du développement et de la différenciation des tissus palissadique et lacuneux.

Enfin les caractères des rejets résultent, non pas de l'origine même de la tige, radicale ou autre, mais de l'ensemble des conditions particulières de nutrition où ces rejets sont placés.

En résumé, les rejets des végétaux ligneux peuvent être rapprochés de ceux des plantes herbacées à bourgeons radicaux expectants ou accidentels; ils offrent certes une diffé-

renciation moins rudimentaire, mais ils sont encore loin d'atteindre à la perfection des branches normales.

CHAPITRE III

PLANTES HERBACÉES A BOURGEONS RADICAUX NORMAUX ET ÉVOLUANTS

Chez les plantes étudiées précédemment, les bourgeons radicaux apparaissaient en somme comme des formations peu normales, souvent rudimentaires, comme une sorte de pis aller, permettant dans certains cas, et d'une façon plus ou moins précaire, la conservation de l'individu. Chez d'autres espèces, ils deviennent au contraire des organes fondamentaux sinon indispensables. C'est ce qui arrive, par exemple, chez *Linaria vulgaris* et *Linaria striata*, où toutes les tiges florifères sont issues des racines; l'individu ne possède chez ces espèces aucun autre organe lui permettant de se survivre et la tige primordiale elle-même disparaît rapidement pour céder la place aux tiges issues des racines seules fertiles.

On ne trouve guère dans la nature de types absolument tranchés, sans intermédiaires; ce fait général est vérifié en particulier dans le cas qui nous occupe, comme nous le verrons, par les exemples décrits. L'*Euphorbia silvatica* fournit une transition très naturelle; les bourgeons radicaux peuvent demeurer expectants pendant plusieurs années. La tige normale ne fleurit guère qu'au bout de trois à quatre ans après avoir fourni chaque année une rosette de feuilles; à cette époque, l'existence de la plante serait terminée, si des bourgeons radicaux ayant évolué entre temps, ne fournissaient de nouvelles tiges amenant successivement de nouvelles floraisons.

Le caractère commun de toutes les plantes de ce deuxième groupe, c'est de présenter des bourgeons radicaux à évolution constante et complète, c'est-à-dire fournissant des tiges

fertiles. Nous pouvons les ramener à trois types bien caractérisés en faisant abstraction des détails d'ordre secondaire qui varient d'une espèce à l'autre.

Le premier type sera celui de *Linaria vulgaris*. Ce qui le caractérise, c'est que la tige primordiale, c'est-à-dire celle issue de la gemmule, est stérile ; les tiges issues des bourgeons radicaux sont seules fructifères. Dans le deuxième type, représenté par le *Sonchus arvensis*, la tige primordiale est fertile ainsi que les tiges d'origine radicale ; enfin le troisième type présente outre les tiges précédentes des tiges issues soit de rhizomes (*Campanula rotundifolia*), soit de souches (*Hypericum perforatum*) également fertiles.

I

PLANTES NE POSSÉDANT EN DEHORS DE LA TIGE PRIMORDIALE QUE DES TIGES ISSUES DES RACINES

1. Linaria vulgaris. — Linaria striata.

A. — Morphologie externe.

Parmi les plantes qui possèdent la propriété de se multiplier par bourgeons radicaux, il en est pour lesquelles ce mode de multiplication est non seulement normal, mais obligatoire, car, chez elles, les tiges qui ne présentent pas une origine radicale, ont une existence éphémère, un développement limité; elles disparaissent toujours avant d'avoir pu fleurir. Ce cas se trouve réalisé, par exemple, chez certaines espèces vivaces de Linaires, en particulier chez *Linaria vulgaris* et *Linaria striata*; le bourgeonnement des racines se montre chez ces espèces des plus précoces et d'une activité remarquable.

J'avais été frappé par ce fait, que les tiges fleuries, qu'on rencontre dans la nature, tirent toujours leur origine de racines et qu'il en est de même de toutes les tiges, fertiles ou non, qu'on trouve à un moment un peu avancé de la saison. Ce n'est que tout à fait au printemps, au moment

où les graines viennent de lever, qu'il m'a été possible de recueillir quelques rares tiges provenant manifestement de germinations; elles étaient toujours très grêles, mesurant quelques centimètres à peine, munies seulement de quelques paires de feuilles opposées, plus ou moins couchées sur le sol. Les tiges en question résultaient évidemment du développement de la gemmule, comme le prouvaient la présence des cotylédons de forme caractéristique et, déjà, il était facile de voir surgir de la base de chacune d'elles, des bourgeons vigoureux issus de l'axe hypocotylé.

Quelques semaines plus tard, on peut chercher en vain dans les touffes de Linaires, assez fournies déjà, des tiges à feuilles opposées ; celles-ci ont disparu et les tiges qu'on trouve alors sont dressées, beaucoup plus vigoureuses et portent soit des feuilles verticillées, comme chez *L. striata*, soit des feuilles éparses, comme il arrive normalement chez *L. vulgaris*; ce sont ces tiges durables qui doivent poursuivre leur évolution et dont la plupart donneront des fleurs et des fruits. L'atrophie précoce de l'axe primaire chez certaines Linaires a déjà été signalée par Royer (1), mais sans que cet auteur ait décrit les phases successives du bourgeonnement des racines.

Désirant suivre le développement des jeunes plants, j'ai dû, à plusieurs reprises, faire des semis de Linaires; j'ai pu constater d'abord, sur l'ensemble de mes expériences, la stérilité d'un grand nombre de graines, fait qui semble devoir être rapproché de la multiplication intense de la plante par le moyen de ses racines. La corrélation entre ces deux faits paraîtra plus naturelle, si l'on songe à la dépense considérable d'éléments élaborés, nécessaire à la croissance des nombreux rejets; la formation de nouvelles pousses, se poursuivant pendant toute la saison, ne peut qu'être défavorable à la formation des réserves de la graine.

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*.

J'ai d'ailleurs remarqué souvent que les plants de Linaires poussant dans un sol très meuble fournissent beaucoup moins de fleurs que ceux qui végètent dans des terrains compacts, c'est, qu'en même temps, le bourgeonnement radical atteint là son maximum d'intensité.

Considérons, en particulier, une plante issue de graine de *L. striata* : à peine la tige principale a-t-elle étalé ses cotylédons et sa première paire de feuilles que l'axe hypocotylé commence à pousser des bourgeons sur son tiers inférieur; la formation de ces bourgeons progresse de la tige vers la racine avec une grande rapidité; bientôt, l'axe hypocotylé en est couvert à la base; d'autres bourgeons se montrent déjà sur la racine, se succédant toujours dans le sens descendant; cependant les radicelles se sont développées et sont saisies à leur tour de la même activité. L'axe principal, qui primitivement était vertical, en parfaite continuité avec l'axe hypocotylé et le pivot, et se raccordait insensiblement à ces organes, se trouve peu à peu déjeté latéralement, devient en quelque sorte rampant, tandis que la partie bourgeonnante de l'hypocotyle et de la racine grossit rapidement; cette région prend la plupart du temps, par suite de sa croissance irrégulière, une direction plus ou moins horizontale qui facilite encore l'émission de tiges adventives.

Les diverses tiges peuvent être numérotées d'après l'ordre de leur apparition; le n° 1 désignera la tige issue de la gemmule; les autres porteront les n°s 2, 3, 4, etc., dans le sens descendant; on peut poser en règle générale qu'au point de vue tant morphologique qu'anatomique, la différenciation est d'autant plus profonde qu'on s'adresse à une tige d'ordre plus élevé. Le fait est particulièrement net pour les premières tiges, mais les différences s'atténuent à mesure qu'on compare des tiges d'ordre plus élevé.

Un plant de *L. striata*, âgé de quelques semaines, possède par exemple, une tige primordiale n° 1 à feuilles opposées, des tiges 2, 3, 4 issues de l'axe hypocotylé por-

tant des verticilles de 3 feuilles ; des tiges 5, 6, 7, 8, 9, 10 d'origine hypocotylée portant des verticilles de 4 feuilles, des tiges 11, 12, 13 d'origine radicale à feuilles verticillées par quatre. Un peu plus tard se développent sur l'ensemble du système radical des tiges à feuilles verticillées par quatre ou cinq ; ce sont là les tiges définitives qui acquerront un développement complet et sont susceptibles de fructifier ; elles portent généralement vers leur extrémité des feuilles éparses. Les tiges d'ordre inférieur périssent en général rapidement, comme c'est toujours le cas pour la tige primordiale ; lorsqu'elles subsistent elles n'ont qu'une chétive végétation et ne donnent de fleurs que tout à fait exceptionnellement ; il est d'ailleurs impossible, *a priori*, de fixer sur un individu la limite entre les tiges stériles et les tiges fertiles, car cette limite peut varier avec une foule de circonstances.

Les jeunes plants de *L. vulgaris* se comportent de la même façon ; la tige primordiale a les feuilles opposées, les suivantes portent des feuilles verticillées par trois ou par quatre ; mais on aboutit assez rapidement à des tiges portant des feuilles éparses.

Certaines tiges d'ordre inférieur, bien qu'ayant une végétation limitée, présentent cependant des ramifications ; les rameaux peuvent alors être assimilés à des tiges d'ordre supérieur d'une unité et, de fait, ils présentent souvent un arrangement plus compliqué de leurs feuilles ; une tige à feuilles ternées fournira par exemple un rameau à feuilles verticillées par quatre.

Il faut enfin observer que la disposition des feuilles sur les tiges des divers ordres n'est pas immuable ; ce qui reste constant, c'est le sens de la complication suivant l'ordre numérique croissant ; mais cette complication peut être plus ou moins rapide. Si la tige primordiale est la seule en général à porter des feuilles opposées, on peut cependant observer parfois la même disposition chez les tiges d'ordre 2 ou 3 ; mais, alors, elle n'est réalisée que pour les nœuds

de la base et les feuilles ternées apparaissent un peu plus haut (Pl. I, fig. 5).

Je me suis demandé ce que deviendraient les tiges d'ordre inférieur, si on les forçait à se développer en supprimant systématiquement tous les autres bourgeons; il était surtout intéressant de conserver l'axe primaire et les tiges à verticilles ternés. L'expérience, très simple en principe, présente cependant quelques difficultés; elle exige une surveillance constante, car l'activité des racines, déjà si considérable naturellement, est encore accrue par le sectionnement des jeunes bourgeons. Chaque jour, de nouveaux rejets apparaissent à la surface du sol, il faut les détruire avec précaution, en évitant d'endommager le système radical; si l'on cesse d'observer la plante pendant quelques jours, les jeunes bourgeons se développent très vite, détournent toute la sève à leur profit et font périr la tige que l'on désirait conserver. Même avec tous les soins désirables, la végétation de la tige privilégiée est très précaire, car elle est contrariée par la formation des jeunes tissus que l'on supprime chaque jour et qui s'édifient sans cesse; il en résulte en somme un développement très lent pour la partie conservée.

Les résultats obtenus ont été peu satisfaisants; je n'ai jamais pu, par ce procédé, obtenir la floraison des tiges d'ordre inférieur et la tige primordiale n'a jamais fourni de rameaux. Des expériences faites pendant trois années consécutives sur *L. vulgaris* et *L. striata* m'ont conduit à la même conclusion: les tiges privilégiées acquièrent simplement un développement végétatif plus considérable que celui qui leur est accoutumé. Dans une expérience qui dura quatre mois et demi et prit fin au mois de novembre, j'ai obtenu chez *L. vulgaris* une longueur de l'axe primordial atteignant à peine 2 décimètres; la plante possédait onze entre-nœuds portant des feuilles opposées, à l'exception des deux derniers dont les feuilles étaient ternées (Pl. I, fig. 4). J'ai pu aussi observer assez souvent le passage direct,

aux entre-nœuds supérieurs, des feuilles opposées aux feuilles éparses, sans trouver la disposition verticillée intermédiaire. La tige était restée grêle, ses feuilles étaient plus larges que les feuilles ordinaires de la Linaire, quoique peu à peu elles tendissent vers la forme linéaire; la racine restée sur le prolongement de l'axe principal avait conservé le même diamètre que lui.

La multiplication des Linaires par bourgeons radicaux peut atteindre des proportions remarquables, lorsque la plante est cultivée dans un sol fertile et bien labouré; le système radical se développe alors dans toutes les directions; les radicelles cheminent à de grandes distances horizontales et se recouvrent d'une véritable forêt de tiges. Pour n'en citer qu'un exemple, une graine semée au printemps dans un bon terrain, bien fumé, avait fourni, à la fin de la saison, un individu couvrant plusieurs mètres carrés au moyen de centaines de tiges; mais, comme je le disais plus haut, cette végétation s'était produite aux dépens de la formation des organes reproducteurs.

B. — Morphologie interne.

D'une manière générale la tige, à l'inverse de la racine, est caractérisée par le plus grand développement du cylindre central, par rapport à l'écorce ; j'ai donc pensé qu'on pouvait considérer comme un bon élément d'appréciation pour la différenciation des tiges des divers ordres, chez la même espèce, le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce. Le tableau suivant indique les mesures effectuées chez *L. striata* sur les différentes tiges, à divers entre-nœuds.

TIGES.	ENTRE-NOEUDS.	ÉPAISSEUR de l'écorce.	DIAMÈTRE du cylindre central.	RAPPORT du diamètre à l'épaisseur.
Tige primordiale.	1er entre-nœud..	168 μ	434 μ	2,58
	2e entre-nœud..	140 μ	392 μ	2,80
	4e entre-nœud..	126 μ	350 μ	2,88
Tige à feuilles verticillées par 3	1er entre-nœud..	224 μ	840 μ	3,14
	2e entre-nœud..	203 μ	784 μ	3,75
	5e entre-nœud..	168 μ	728 μ	3,86
Tige à feuilles verticillées par 4	1er entre-nœud..	196 μ	742 μ	3,77
	2e entre-nœud..	168 μ	728 μ	4,33
	5e entre-nœud..	140 μ	630 μ	4,50
Pousse sur radicelle.	1er entre-nœud..	238 μ	924 μ	3,88
	2e entre-nœud..	203 μ	868 μ	4,27
	5e entre-nœud..	168 μ	826 μ	4,90
Tige d'ordre très élevé fleurie.	1er entre-nœud..	336 μ	1610 μ	4,79
	2e entre-nœud..	294 μ	1526 μ	5,29
	15e entre-nœud.	140 μ	1260 μ	9,00

Il en résulte que :

1° L'augmentation du rapport entre le diamètre du cylindre central et l'épaisseur de l'écorce est en relation avec la différenciation plus complète de la tige.

2° Dans les diverses tiges le rapport croît de la base au sommet ;

3° Plus la tige considérée est d'ordre élevé, plus le rapport moyen est considérable et plus haute est sa limite.

Quand on effectue les mêmes mesures pour d'autres espèces de Linaires d'organisation moins élevée, en particulier pour les espèces annuelles, le rapport devient infé-

rieur à tous les chiffres qui figurent dans le tableau et peut même être moindre que l'unité.

La tige issue de la gemmule présente un épiderme peu cutinisé, à parois radiales très minces ; l'écorce est formée d'une zone externe contenant de la chlorophylle, constituée par trois assises de petites cellules arrondies, laissant entre elles des méats et même des lacunes, et d'une zone interne constituée par quatre assises (y compris l'endoderme) de cellules grandes, à parois minces et ne laissant entre elles que de petits méats.

Le péricycle présente de place en place des îlots de quelques cellules collenchymateuses ; c'est à peine si, à la base de l'axe primaire, on trouve une esquisse de formations secondaires ; quelques cloisonnements apparaissent çà et là, mais la durée éphémère de la tige laisse rarement le temps à la faible couche de méristème de se différencier. Dans les expériences où la tige primaire est conservée seule, la différenciation des tissus peut être poussée plus loin : le péricycle subit un commencement de lignification et l'on peut voir se former des éléments vasculaires secondaires ; la moelle elle-même se sclérifie dans sa région externe, ce qui n'arrive pas normalement.

Une tige d'ordre élevé nous montre au contraire un épiderme à cellules plus petites, parois plus épaisses, mieux cutinisé ; une écorce plus homogène, où la couche interne, qui ne renferme pas de chlorophylle, est formée d'éléments de taille comparable à ceux de la couche externe ; toutes les cellules de l'écorce présentent un aplatissement tangentiel et la couche assimilatrice conservant une épaisseur à peu près constante, la réduction de l'écorce se produit presque exclusivement aux dépens de la zone interne ; celle-ci peut même se réduire à une seule assise. Le péricycle présente des cellules lignifiées à parois épaisses ; les formations secondaires deviennent abondantes et la moelle se sclérifie parfois complètement.

Les tiges intermédiaires, en particulier celles qui portent

des feuilles régulièrement verticillées, présentent des caractères de transition entre les deux types précédents; il n'est pas nécessaire d'y insister davantage.

Je décrirai cependant la disposition des faisceaux libéroligneux chez les diverses tiges, car elle offre une généralisation intéressante.

1° *Tiges à feuilles opposées* (Pl. III, fig. 34 à 37). — Dans la tige primordiale à feuilles opposées, le nombre normal des faisceaux est de quatre A,B,C,D, ils sont larges et presque égaux, dans une coupe faite environ au tiers inférieur d'un entre-nœud, c'est-à-dire dans la région où les faisceaux passés dans les feuilles immédiatement inférieures ont été reconstitués (fig. 34); nous voyons ensuite les deux faisceaux A et B se diviser chacun en trois fascicules A_1,A_2,A_3, B_1,B_2,B_3 qui s'écartent de plus en plus, tandis que les faisceaux C et D deviennent moindres, s'écartent du centre et finalement passent dans la paire de feuilles immédiatement supérieure (fig. 35, 36). Après avoir dépassé le nœud correspondant, les faisceaux C et D ont disparu, les six fascicules provenant de A et B occupent les sommets d'un hexagone régulier. Le faisceau C est alors reconstitué par la soudure de A_3 avec B_1 et le faisceau D par la soudure de B_3 avec A_1; quant aux faisceaux A_2 et B_2 ils grossissent jusqu'à atteindre la taille de A et B; nous sommes dès lors revenus au type initial à quatre faisceaux A′,B′,C′,D′ (fig. 37); les rôles des deux groupes de faisceaux vont être intervertis, A′ et B′ vont passer dans les feuilles suivantes et seront régénérés par des ramifications de C′ et D′; nous voyons donc que suivant le niveau de la coupe on peut trouver quatre, six ou huit faisceaux.

2° *Tiges à feuilles ternées* (Pl. III, fig. 38 à 41). — Le nombre normal des faisceaux est de six; sur une coupe faite environ au tiers inférieur d'un entre-nœud, ces faisceaux sont sensiblement égaux et peuvent être divisés en deux groupes A,B,C; D,E,F. Bientôt les trois faisceaux A,B,C s'accroissent plus que les autres, puis se subdivisent chacun en

trois fascicules A_1,A_2,A_3, etc.; en même temps la taille de D,E,F diminue et l'on trouve, un peu plus haut, répartis sur une circonférence, douze petits faisceaux. Au nœud immédiatement supérieur les faisceaux D,E,F passent dans les feuilles et les neuf faisceaux restants se répartissent au sommet d'un polygone régulier, puis les faisceaux A_3,B_1; B_3,C_1; C_3,A_1 se soudent deux à deux après s'être rapprochés et donnent D',E',F' faisceaux de remplacement de D,E,F; dès lors les six faisceaux sont reconstitués et les deux groupes intervertissent leurs rôles ; il y a donc dans cette tige suivant le niveau six, neuf ou douze faisceaux.

3° *Tiges à feuilles verticillées par 4, par n.* — La même série de transformations se retrouve dans une tige portant des feuilles verticillées par 4, avec huit faisceaux comme point de départ; le nombre minimum des faisceaux est donc de huit, le nombre maximum de seize.

Ces conclusions peuvent être généralisées pour une tige où les verticilles comprendraient un nombre n de feuilles; le nombre minimum des faisceaux est alors $2n$, le nombre maximum $4n$; un peu au-dessus d'un nœud, nous trouvons $2n$ faisceaux sur lesquels n se divisent chacun en trois fascicules, ce qui produit $4n$ faisceaux ; les n faisceaux restés intacts passent dans les feuilles; il en reste $3n$, sur lesquels $2n$ se soudent deux à deux pour régénérer les n disparus, etc.

On peut parfois trouver des faisceaux supplémentaires, mais ils proviennent du dédoublement des faisceaux fondamentaux et n'existent que sur un segment de tige ; ces irrégularités ne peuvent porter atteinte à la règle précédente.

4° *Tiges à feuilles éparses* (Pl. III, fig. 42 à 44). — La course des faisceaux est beaucoup moins nette dans les tiges d'ordre supérieur, qui portent les feuilles éparses. Le nombre des faisceaux qu'on observe sur une coupe transversale est variable, il oscille entre dix et quinze. Ces faisceaux sont sensiblement égaux et paraissent équivalents. Considérons, par exemple, un entre-nœud présentant

quatorze faisceaux A,B..., O. Au point où se détache une feuille, un faisceau A passe dans le pétiole; auparavant on observe une subdivision plus ou moins nette de chacun des faisceaux voisins B,O en trois fascicules B_1, B_2, B_3, O_1, O_2, O_3. Quand le faisceau A a complètement disparu les faisceaux B_1, O_3 se rapprochent, se soudent et reforment un faisceau A'; en même temps les deux autres fascicules de chacun des groupes B et N se reconstituent en faisceaux uniques B' et N'. Le nombre des faisceaux est donc conservé.

Les observations précédentes m'ont amené à comparer entre elles les diverses espèces de Linaires de nos pays. J'ai été frappé de ce fait que les espèces non vivaces, telles que *L. spuria* et *L. Elatine*, rappellent par la forme et la disposition des feuilles la tige primordiale des espèces vivaces, que j'ai précédemment décrites. En effet, nous avons observé chez *L. vulgaris* et *L. striata* que la tige primordiale porte des feuilles opposées; le limbe de ces feuilles est d'ailleurs moins linéaire que chez les rejets d'ordre élevé; bientôt se développent des bourgeons adventifs hypocotylés, puis radicaux; en même temps que les feuilles affectent une disposition plus compliquée d'abord par verticilles, puis en devenant éparses, leur forme devient de plus en plus linéaire. Chez les espèces non vivaces, nous en restons presque au premier stade; les feuilles sont grandes, à limbe arrondi, pétiolé, leur disposition, régulièrement opposée à la base, devient alterne vers l'extrémité et c'est précisément ce que nous avons observé, lorsque nous conservions seule, par exemple, la tige initiale de *L. vulgaris*.

Puis nous trouvons des types intermédiaires : chez *L. supina* il n'y a plus que des bourgeons hypocotylés et l'on arrive aux feuilles linéaires sessiles à disposition éparse en passant par l'intermédiaire des verticilles. Chez *L. arvensis*, il n'y a plus de bourgeons adventifs et l'on passe sur la même tige par tous les intermédiaires pour la forme et

la disposition des feuilles ; enfin, chez *L. minor*, les feuilles définitives sont lancéolées, presque sessiles et leur disposition d'opposée devient éparse, sans passer par la transition du verticille.

2. Euphorbia Cyparissias.

Tandis que, chez les *Euphorbia silvatica*, les bourgeons radicaux demeurent très longtemps expectants, chez *E. Cyparissias*, ils évoluent aussitôt formés et constituent pour cette espèce un mode de multiplication presque aussi intense que chez *L. vulgaris*. Seulement, dans le cas qui nous occupe, à côté des tiges radicales, qui sont les plus nombreuses dans la nature, nous trouvons des tiges provenant directement de la gemmule qui se développent pendant toute la saison. Les plantes issues de germination n'abondent cependant pas, car les inflorescences sont très sujettes aux attaques des parasites et restent stériles et, d'autre part, les graines perdent facilement leurs propriétés germinatives.

La jeune plante issue de graine différencie au-dessus des cotylédons trois à quatre paires de feuilles opposées plus larges que les feuilles normales; puis, la gemmule continuant à fonctionner, donne bientôt une assez longue tige portant des feuilles éparses et linéaires comme celles des rejets ; les premières feuilles de la base tombent de bonne heure et alors rien dans la forme ou la disposition des feuilles ne caractérise plus la tige primordiale ; elle se distingue encore par son port général, car elle n'est que très rarement ramifiée.

On trouve quelquefois à sa base quelques jeunes tiges provenant des bourgeons de l'axe hypocotylé ou même de la racine principale ; la ramification est, au contraire, à peu près constante chez les rejets; un certain nombre de bourgeons axillaires, groupés dans une même région de la tige, se développent et fournissent un ensemble de rameaux rappelant l'aspect d'un corymbe ; les rameaux de premier

ordre en portent souvent à leur tour et la plante prend alors l'aspect d'un petit arbre dont le tronc serait formé par la partie inférieure de la tige principale et la cime touffue par toute la partie ramifiée ; quelquefois la ramification est tout à fait basilaire ; les rameaux de premier et même de second ordre sont alors aussi développés que la tige principale; il en résulte un véritable bouquet de tiges.

Les bourgeons radicaux sont très précoces chez la plante venue de graine; mais ils n'évoluent que peu ou point la première année; ils n'interviennent, pour la conservation de l'individu, que les années suivantes et ce rôle leur est alors uniquement réservé ; apparaissant d'abord sur le pivot, ils gagnent peu à peu les radicelles de tout ordre.

Les tiges issues de racines se distinguent comme toujours des tiges primordiales par la réduction de l'écorce et la grande dimension du cylindre central ; leurs autres caractères consistent dans le développement plus considérable du péricycle qui contient des îlots sclérifiés importants, séparés par du parenchyme extrêmement riche en laticifères; ceux-ci sont de section beaucoup plus considérable que chez la tige primordiale et tranchent par leur taille sur les cellules voisines dans une coupe transversale; il s'en trouve également de grande dimension au sein du liber; enfin la moelle contient des réserves amylacées très abondantes.

La racine subit, par réciprocité, l'influence des tiges qu'elle porte. J'ai déjà signalé la destruction complète de la racine mère autour de la tige radicale qui se nourrit alors au moyen de racines adventives (*Pulmonaria angustifolia*, *Inula britannica*). Il arrive aussi parfois que la racine mère subsiste, au contraire, de part et d'autre de la tige à laquelle elle a donné naissance; ce cas ne s'observe guère que lorsque la même racine porte des tiges assez rapprochées; enfin, et c'est là le cas le plus général, la racine dégénère dans sa partie antérieure par rapport au bourgeon radical et continue à s'accroître dans la région postérieure.

Ce cas est réalisé d'une façon très frappante chez *E. Cyparissias* (Pl. I, fig. 3). M. Astruc, qui a bien voulu, sur mes indications, doser l'acidité des deux régions de la racine situées de part et d'autre de la tige, a trouvé, chez cette espèce et quelques autres, une acidité bien marquée dans la partie postérieure, tandis que la partie antérieure est neutre ou même légèrement alcaline. Le point de départ de cette asymétrie dans le développement de la racine réside dans un raccord vasculaire initial asymétrique entre le bourgeon et la racine; le raccord se produit presque uniquement avec la région postérieure qui, par suite, bénéficie à peu près exclusivement des matières élaborées par la tige.

Par suite de cet accroissement unilatéral, la partie postérieure de la racine finit par se mettre sensiblement dans le prolongement de la tige.

Si l'on pratique des coupes dans la racine de part et d'autre de la pousse radicale, on obtient des sections comparables au point de vue de l'âge, mais de dimensions très différentes. Sur la coupe antérieure, le développement des formations secondaires a à peine progressé depuis la naissance du bourgeon ; on aperçoit encore le liber primaire qui n'est pas complètement écrasé et les faisceaux ligneux primaires sont encore bien distincts. Au contraire, sur la coupe postérieure, on observe un anneau très épais de formations secondaires qui, d'une part, ont à peu près écrasé le liber primaire, et ont, d'autre part, fortement rapproché les faisceaux ligneux primaires vers le centre. Par différence, on peut se rendre à peu près compte de la croissance de la racine depuis le début du développement du bourgeon.

3. Convolvulus arvensis.

A. — Morphologie externe.

L'évolution de cette plante présente de notables différences avec le cas de la Linaire ; les principales consistent

dans la persistance de la tige primordiale et dans une activité beaucoup moindre des racines, pendant toute la première période de végétation. Une graine levée au printemps fournit à la fin de la saison une petite plante en forme de touffe. A peine les cotylédons se sont-ils épanouis, que les bourgeons situés à leur aisselle commencent à se développer; ils évoluent immédiatement en tiges feuillées, qui croissent concurremment avec la tige primordiale, sans prendre cependant la prédominance; quelquefois d'autres bourgeons des nœuds inférieurs de l'axe primaire se développent également; toutes ces tiges sont volubiles et, si elles ne rencontrent pas de support, elles traînent à terre dans toutes les directions. Quant au système radical, il ne fournit pas de pousse aérienne la première année.

Les cotylédons sont cordiformes à l'extrémité; on trouve ensuite, à partir de la base de l'axe principal, des feuilles de forme générale ovale, puis des feuilles faiblement auriculées; peu à peu, les appendices de la base s'accusent et l'on passe avec transition à la forme définitive; les feuilles des rameaux sont plus petites que celles de l'axe principal. Dès la seconde année, les bourgeons radicaux interviennent, ils se forment d'abord sur les radicelles; les tiges qu'ils fournissent donnent naissance à des racines adventives souvent fort longues qui bourgeonnent à leur tour, et ainsi de suite; peu à peu, le système radical s'enfonce plus profondément, jusqu'à ce qu'il ait atteint un niveau d'environ 45 centimètres au-dessous de la surface. C'est à cette profondeur moyenne que naissent le plus généralement les bourgeons radicaux; les tiges qu'ils fournissent prennent immédiatement la direction verticale, mais en décrivant des sinuosités; par suite du chemin considérable que le bourgeon terminal doit effectuer avant d'émerger du sol, il est rare qu'il ne périsse pas avant d'y parvenir; il est alors remplacé par un ou plusieurs bourgeons axillaires; ceux-ci subissent souvent le même sort et le même phénomène peut se reproduire trois ou quatre fois de suite. Les tiges

qui parviennent à émerger sont donc les dernières ramifications d'une sorte de sympode souterrain qui tire son origine première d'une racine. La racine qui donne naissance à une tige périt d'ailleurs dans la région antérieure à cette tige, c'est-à-dire du côté le plus âgé.

Le bourgeon arrivant au niveau du sol produit une touffe assez semblable à celle fournie par la tige primordiale, mais formée de tiges plus nombreuses et plus développées; à l'aisselle des cinq à six feuilles inférieures, poussent en effet des rameaux vigoureux qui dépassent souvent l'axe principal. A la base de ces tiges, on trouve quelques très petites feuilles rappelant les cotylédons par leur forme cordée à l'extrémité, mais présentant souvent des auricules, puis des feuilles ovales, auriculées ou non, avec transition, enfin des feuilles sagittées plus étroites et plus aiguës que celles de la tige primordiale.

B. — Morphologie interne.

La différenciation des tissus est plus profonde chez la tige aérienne, d'origine sympodique, que chez la tige primordiale.

La première offre, par rapport à la seconde, les différences suivantes :

Elle présente trois côtes très saillantes formées par des cellules corticales très collenchymateuses, un épiderme à cellules très rarement en forme de papilles, une écorce relativement moins développée; dans cette écorce, la zone externe est assimilatrice; la zone interne légèrement collenchymateuse ne contient pas de chlorophylle, les dimensions des cellules des deux zones sont à peu près de même ordre ; chez la tige primordiale, au contraire, la zone interne est formée de grandes cellules à parois minces. Le péricycle possède quelques paquets de cellules sclérifiées vis-à-vis des faisceaux primaires au lieu de cellules de simple collenchyme. La couche des formations secondaires est irré-

gulière ; elle présente, d'une manière très nette, trois zones plus épaisses correspondant aux côtes de l'écorce ; les plus grands vaisseaux y sont localisés; le bois est dans son ensemble beaucoup plus développé par rapport au liber; le liber normal ne subit guère de variation, mais le liber interne forme, chez la tige d'origine radicale, des faisceaux beaucoup plus gros, surtout si l'on considère ceux qui correspondent aux zones d'épaisseur maxima pour les formations secondaires.

4. Cirsium arvense.

Cette plante présente une évolution très comparable à la précédente. La première année, la plante issue de graine ne présente généralement pas de bourgeons radicaux; s'il en apparaît sur la racine principale, ils restent expectants. Après l'épanouissement des cotylédons, la gemmule différencie immédiatement de petites feuilles épineuses ; mais il ne se forme pas de ramifications. Par la suite, les bourgeons naissent d'abord sur les radicelles, puis sur les racines adventives des tiges qui résultent de ces premiers bourgeons; le système radical devient de plus en plus profond jusque vers une limite de 50 centimètres. La plante se multiplie alors avec une activité remarquable par le drageonnement de son système radical adventif qui s'étend dans toutes les directions; on sait, en effet, combien il est difficile de débarrasser un sol envahi par les *Cirsium arvense* de cette plante, par suite de la profondeur de ses racines et du bourgeonnement de leurs moindres fragments. Le bourgeonnement radical s'accentue encore dans les terrains meubles et fertiles, mais alors la plupart des tiges restent stériles ; nous avons là une vérification particulièrement nette de la compensation qui s'établit d'une multiplication facile par une fructification rare.

A cause de la profondeur des racines, les pousses aériennes présentent une très longue région souterraine, dont le dia-

mètre augmente depuis la racine mère jusqu'à la surface. Comme chez le *Convolvulus arvensis*, il est rare que le bourgeon radical lui-même parvienne à percer toute la couche de terrain qui le surmonte, à moins que les racines ne soient peu profondes. S'il périt, il est remplacé par un ou plusieurs des bourgeons nés à l'aisselle des écailles, et le même phénomène peut se renouveler plusieurs fois ; toutefois la direction sensiblement verticale des tiges, dès leur sortie de la racine, m'empêche de les considérer comme de véritables rhizomes, dans le sens le plus précis de ce mot ; ce sont, à vrai dire, les racines adventives circulant horizontalement sur un long trajet, qui tiennent lieu de rhizomes.

Au point de vue anatomique, les différences, entre la tige primordiale et les tiges aériennes émanant plus ou moins directement des racines, sont peu importantes. Ces dernières présentent une écorce moins épaisse, un cylindre central plus développé, une zone collenchymateuse de l'écorce plus accentuée. Le bois des faisceaux est formé de vaisseaux plus petits et d'un diamètre plus régulier ; enfin la zone périmédullaire dans la région correspondant aux faisceaux est plus fortement lignifiée.

Les canaux oléifères, si abondants dans les parties souterraines, se retrouvent encore assez nombreux dans les entre-nœuds inférieurs de la partie aérienne ; ils s'échelonnent le long de l'endoderme vis-à-vis des faisceaux ; on en trouve également dans la zone périmédullaire vis-à-vis des pointes du bois, tandis que dans la racine, ils sont uniquement endodermiques.

5. Rumex Acetosella.

Si nous suivons le développement de la plante, nous voyons la tige issue de la gemmule différencier à la base de petites feuilles de forme générale ovale, puis, des feuilles plus ou moins lancéolées, enfin des feuilles présentant vers

la base du limbe, souvent d'une manière dissymétrique, un ou deux petits lobules ; c'est le terme de passage aux feuilles définitives, symétriques, présentant à la base du limbe deux auricules divergents.

La gemmule présente généralement un développement très limité ; un certain nombre des bourgeons axillaires, qu'elle a fournis, évoluent et donnent les tiges florifères. La racine principale restée grêle, s'enfonce verticalement dans le sol ; elle produit de bonne heure des racines latérales qui atteignent rapidement le même diamètre qu'elle, circulent horizontalement dans le sol et prennent un développement en longueur considérable pouvant dépasser $1^m,50$ au cours de la même saison. Ces racines jouent le rôle de véritables rhizomes et produisent des bourgeons en abondance.

Ceux-ci évoluent en donnant une pousse tout à fait comparable à une jeune plante issue de graine ; ils fournissent d'abord un bouquet de feuilles, où l'on trouve toutes les transitions précédemment signalées ; puis un certain nombre de bourgeons axillaires se développent en un groupe de tiges qui suivant les cas restent courtes et stériles ou bien évoluent vite et deviennent florifères. Si la plante pousse dans un terrain très meuble et par conséquent favorable au développement du système radical, celui-ci se propage bientôt sur une surface considérable ; en effet, chaque pousse née sur une racine fournit des racines adventives qui bourgeonnent à leur tour ; le même phénomène se reproduisant consécutivement un grand nombre de fois, il en résulte un véritable réseau dont les nœuds sont occupés par les rejets ; cette croissance active du système souterrain se produit au détriment du développement ultérieur des diverses pousses radicales ; les réserves s'accumulent presque exclusivement dans les racines rhizomes qui sont bourrées d'amidon ; aussi, les rejets grandissent peu, forment simplement des bouquets de courtes tiges qui restent stériles ; le pied principal lui-même ne fructifie

point. Si au contraire le terrain est compact et peu fertile, la prolifération des racines est, par cela même, atténuée, les pousses sont moins nombreuses, mais leur évolution plus complète. Je n'ai pas rencontré d'exemple plus net de la compensation qui peut s'établir entre la reproduction d'une espèce et sa simple multiplication par bourgeons radicaux.

En somme, aucun caractère morphologique ne permet de différencier une pousse provenant directement d'une graine d'une pousse radicale, si l'on n'a recours à l'examen des parties souterraines ; les racines circulant à une certaine profondeur, le bourgeon radical présente toujours une phase de développement souterrain, ce qui n'a pas lieu pour la gemmule ; d'ailleurs les racines faisant fonction de rhizomes circulent horizontalement d'une façon très régulière et il est impossible de les confondre avec la racine principale, qui, elle, s'enfonce verticalement.

Au point de vue anatomique, je considère les pousses issues de bourgeons radicaux comme absolument comparables aux jeunes plants venus de graines, exception faite pour la région souterraine de raccord avec la racine, qui subit nécessairement l'influence du milieu souterrain.

6. Sonchus arvensis.

Quoique cette espèce doive se placer bien franchement dans le groupe des plantes à multiplication normale par bourgeons radicaux, il faut cependant remarquer qu'elle forme une véritable transition aux plantes dont les bourgeons expectants ne se développent qu'accidentellement ; en effet, nous avons vu chez *Linaria vulgaris*, par exemple, que la tige primordiale et quelques-unes des suivantes disparaissent plus ou moins rapidement au profit des tiges d'ordre supérieur, à structure plus différenciée, qui représentent l'espèce à son maximum d'évolution. Chez le *Sonchus arvensis*, la tige primordiale non seulement subsiste,

mais se développe activement et même fleurit et fructifie. Une graine semée au printemps donne très rapidement une petite plante formée d'une rosette de feuilles, les entre-nœuds basilaires étant très courts ; la tige ne se développe d'ailleurs pas immédiatement en longueur, les divers nœuds se différencient d'abord ainsi que l'inflorescence terminale ; cette première phase est terminée cinq à six semaines après le début de la germination ; la tige s'allonge alors très rapidement par croissance intercalaire des entre-nœuds, atteint bientôt sa taille définitive ; les fleurs s'épanouissent et les graines se forment ; le développement complet a été parcouru en deux mois et demi environ.

La première année la racine ne fournit par de tiges, au moins dans les conditions normales ; il n'apparaît de bourgeons adventifs qu'à partir de la seconde année sur les grosses radicelles charnues et, dès lors, la plante subsiste par son système radical.

J'ai observé côte à côte des tiges provenant de graines et des tiges issues de racines ; ces dernières étaient d'ordre très élevé, car elles provenaient d'individus ayant végété plusieurs années dans le même endroit. J'ai constaté une avance considérable dans la différenciation des boutons floraux du côté des tiges primordiales ; cette avance se retrouvait d'ailleurs dans les phases suivantes du développement : élongation de la tige, floraison, formation des graines, etc. Les plants provenant de racines n'ont fleuri qu'en août et les tiges issues de graines avaient terminé leur évolution au commencement de juin. La tige primordiale paraît donc ici la plus vigoureuse et la plus précoce ; l'examen de sa structure externe et interne conduit également à la considérer comme plus différenciée.

Les racines drageonnantes circulent horizontalement à une profondeur moyenne de 10 centimètres ; les tiges qu'elles fournissent ont donc une partie souterraine portant des feuilles réduites à des écailles ; le bourgeon terminal, parvenu au niveau du sol, différencie une rosette de feuilles

et les choses peuvent en rester à ce point assez longtemps avant qu'apparaisse l'inflorescence ; j'ai même observé des pieds qui ne fleurissaient pas du tout pendant toute la période de végétation et continuaient à différencier des feuilles qui venaient s'ajouter à la rosette primitive.

Si l'on compare entre elles deux tiges, l'une primordiale, l'autre d'origine radicale, ayant atteint leur complet développement, on constate que la seconde est plus longue et plus grêle que la première et présente des entre-nœuds plus allongés. La tige primordiale porte, à la base, des feuilles à long pétiole très aplati, limbe court et arrondi, à peine denté ; chez les suivantes, le limbe s'allonge, se lobe de plus en plus profondément, devient décurrent sur le pétiole ; enfin les feuilles définitives ne sont plus pétiolées ; le limbe, découpé en nombreux lobes, vient se terminer le long de la tige par deux appendices arrondis. Les feuilles de la pousse radicale à la base sont entières, à contour un peu sinueux, finement dentées, très allongées ; le limbe se prolonge par une étroite bande jusqu'au point d'insertion sur la tige ; elles sont certainement plus évoluées que les feuilles primordiales, mais elles fournissent une transition plus lente aux feuilles des nœuds supérieurs ; celles-ci sont d'ailleurs presque toujours moins différenciées de forme, moins épaisses et de teinte plus claire que les feuilles de la tige primordiale.

Au point de vue anatomique, la tige issue de racine se distingue par l'épaisseur plus grande de son écorce, la réduction du diamètre de la moelle et des éléments vasculaires primaires, en particulier des vaisseaux du bois qui forment des pointes peu marquées.

Enfin, un caractère différentiel très net et assez spécial est fourni par le liber périmédullaire ; chez la tige primordiale, il forme des îlots assez importants, répartis d'une façon plus ou moins régulière à la pointe des faisceaux ; ces îlots sont séparés des derniers vaisseaux par quelques petites cellules lignifiées ; leur course est dirigée

parallèlement à l'axe de la tige d'une façon constante.

Dans la pousse radicale, le liber supplémentaire fait complètement défaut chez la partie souterraine; il existe dans la partie aérienne, mais il est situé à une profondeur très variable dans la moelle; il est parfois séparé des pointes du bois par dix à douze assises de cellules, non lignifiées et de grand diamètre. Sa distribution vis-à-vis des faisceaux est très irrégulière; il forme aussi des îlots interfasciculaires, enfin les éléments libériens circulent un peu dans toutes les directions. Une même coupe transversale de la tige rencontre certains fascicules transversalement, d'autres longitudinalement; ceux-ci sont d'ailleurs reliés entre eux par de nombreuses anastomoses.

II

PLANTES POSSÉDANT EN DEHORS DE LA TIGE PRIMORDIALE DES TIGES ISSUES DE RACINES ET DES TIGES ISSUES SOIT DE RHIZOMES, SOIT DE SOUCHES.

7. Campanula rotundifolia.

Les tiges florifères de cette plante sont toujours de deuxième ordre au moins, c'est-à-dire que les fleurs n'apparaissent pas sur l'axe principal de la plante issue de graine, ou sur les tiges issues directement des racines, mais sur des rameaux de ces tiges.

On trouve communément dans la nature trois sortes de tiges fertiles; elles proviennent soit de graines, soit du système radical, soit de rhizomes. Voici pour plus de clarté dans quelles conditions s'effectue le développement. Chez la jeune plante, la gemmule ne différencie guère qu'une touffe de feuilles et le bourgeon terminal devient bientôt expectant. Les feuilles portées par l'axe principal ont fourni la désignation spécifique de cette plante; elles sont en effet de forme générale arrondie ou plus ou moins réniformes, crénelées sur leur pourtour et longuement pétio-

lées (fig. 4). Les premières qui se forment sont très petites, mais leurs dimensions augmentent à mesure que la forme du limbe se différencie, la pointe terminale s'accuse peu à peu et les denticulations se creusent.

Très rapidement un certain nombre de bourgeons axillaires, trois ou quatre, entrent en végétation et fournissent des tiges à entre-nœuds allongés qui porteront les fleurs ; la forme de la feuille suit son évolution le long de ces tiges ;

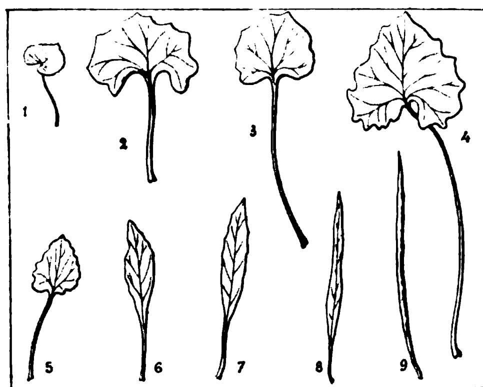


Fig. 4. — *Campanula rotundifolia*. — 1, une des premières feuilles fournies par la gemmule ; 2, 3, 4, feuilles provenant de la gemmule ou d'un bourgeon radical ; 5, 6, 7, 8, feuilles diverses d'un axe floral né de la gemmule ou d'un bourgeon radical, prises dans le sens ascendant ; 9, feuille de l'axe floral né d'un rhizome.

à la base, la feuille est encore pétiolée, mais le limbe devient plus étroit et se termine en pointe plus aiguë ; enfin, par l'intermédiaire de feuilles à pétiole court et à limbe lancéolé, on aboutit aux feuilles linéaires sessiles, vers le milieu de la hampe florale.

La racine principale pivotante et charnue développe, par la suite, des bourgeons sur sa région basilaire ; il peut aussi s'en former sur de grosses racines adventives ou des radicelles. Ils évoluent généralement ; les uns fournissent des rhizomes qui peuvent courir à de grandes distances de leur origine, les autres donnent de courtes tiges rhizomateuses, qui prennent rapidement un géotropisme négatif et

viennent affleurer à la surface du sol; à ce moment, le bourgeon terminal différencie quelques feuilles très semblables aux feuilles de la base sur la tige primordiale, moins nombreuses cependant et plus grandes, ce qui tient probablement aux réserves nutritives dont dispose la nouvelle tige; puis le bourgeon s'oblitère, comme il était arrivé pour la gemmule et ce sont les bourgeons axillaires qui entrent en jeu et fournissent encore ici les tiges florifères. L'évolution de la feuille le long de ces tiges est la même que sur les rameaux de la tige primordiale; il y a donc une analogie très complète entre la végétation d'un bourgeon radical et celle de la gemmule.

Les bourgeons issus des longs rhizomes se comportent au contraire de façon très différente. Nés déjà d'une tige, ils évoluent presque toujours directement en tiges florifères; celles-ci sont généralement très vigoureuses, plus hautes et de diamètre plus considérable que celles des catégories précédentes; elles portent sur toute leur longueur des feuilles linéaires et sessiles plus étroites et plus longues que les feuilles caulinaires des autres tiges florales; quelquefois cependant le bourgeon né directement du rhizome s'oblitère et ce sont alors des rameaux qui fournissent la pousse aérienne.

Si les différences morphologiques permettent de distinguer à coup sûr les pousses des rhizomes des autres tiges, les différences anatomiques sont plus faibles. En considérant par exemple des entre-nœuds correspondants des trois sortes de tiges florales, pris dans la région où les feuilles sont linéaires et sessiles, on obtient des coupes très comparables. La tige issue du rhizome se distingue cependant par les dimensions plus considérables du cylindre central par rapport à l'écorce et par le plus grand nombre des faisceaux libéroligneux. Pour les entre-nœuds de la base, qui correspondent à la région où la forme des feuilles varie suivant la tige considérée, les différences sont un peu plus saillantes.

Une coupe transversale pratiquée dans cette région nous montre une différenciation plus profonde du côté de la tige née de rhizome; l'écorce est d'épaisseur réduite, parce qu'elle est formée de cellules plus petites d'une part, parce que cédant d'autre part à la pression des formations secondaires abondantes, ses éléments sont plus ou moins écrasés dans toute la zone interne qui n'est pas collenchymateuse; il en résulte que l'endoderme est peu net. Le cylindre central est très considérable; peu à peu la moelle se résorbe après avoir cédé elle aussi à la poussée des formations secondaires. Les côtes corticales, bien nettes chez les autres tiges, ont à peu près complètement disparu. Quant aux tiges florales provenant de racines ou de graines, elles sont à peu près identiques, l'indice d'une différenciation plus profonde étant toutefois en faveur de la pousse radicale.

Enfin la tige primordiale très courte, la région rhizomateuse issue directement d'une racine, ou le long rhizome, sont des tiges comparables; elles offrent en effet toutes trois des caractères de tiges souterraines. Le rhizome se distingue facilement par sa dissymétrie : En effet, dans toutes ces tiges, les formations primaires libéroligneuses sont réparties autour de la moelle suivant la symétrie axiale; cette symétrie persiste chez les deux premières pour les formations secondaires; les vaisseaux sont répartis suivant cinq secteurs à peu près équivalents dans le méristème secondaire; elle disparaît au contraire dans le rhizome dont la section est une ellipse assez aplatie; les vaisseaux secondaires sont groupés en deux larges plages correspondant au diamètre maximum de chaque côté de la moelle devenue fusiforme; sur la coupe transversale, les deux régions intermédiaires sont occupées par du parenchyme secondaire non différencié en bois.

8. Hypericum perforatum.

On peut distinguer chez cette espèce trois sortes de tiges, d'après leur origine; les unes proviennent directement de germination, les autres sont nées de bourgeons radicaux, les troisièmes de souches formées par la base des vieilles tiges.

Au point de vue morphologique, il y a quelques différences à établir entre une plante issue de graine et des pousses des deux autres catégories. Ces dernières sont tout à fait identiques entre elles, et il n'est possible de les distinguer que par l'examen des parties souterraines; cette ressemblance n'est pas très surprenante puisqu'en somme les tiges, qu'elles proviennent d'un bourgeon radical ou qu'elles naissent d'une souche, sont sensiblement dans les mêmes relations avec les racines.

La tige primordiale se distingue des autres tiges par deux traits principaux :

1° Elle est généralement peu rameuse; les bourgeons axillaires des couples de feuilles opposées prennent un très faible développement, à part les bourgeons cotylédonaires et ceux des nœuds de la base qui, au contraire, évoluent de bonne heure; il en résulte une touffe de tiges partant de points très rapprochés et dont l'une, qui est la tige primordiale, prend un développement prédominant. Chez les autres pousses, au contraire, l'activité de la végétation se porte surtout sur les rameaux. Ceux de la base sont peu ou point développés, mais dès le troisième ou quatrième entre-nœud, ils atteignent déjà une notable longueur; celle-ci croît jusqu'à un maximum atteint pour les rameaux nés aux deux tiers environ à partir de la base de la tige; ce sont d'ailleurs tous ces rameaux qui sont florifères; il en résulte un port général très facile à distinguer de celui d'une plante issue de graine.

2° Les feuilles de la tige primordiale et de ses rameaux

sont plus arrondies que celles des autres tiges et de leurs rameaux correspondants, c'est-à-dire que leur limbe est moins long et plus large.

Sur la tige primordiale les cotylédons et les feuilles de la base sont très petites ; les ponctuations qui correspondent aux glandes de l'épaisseur du limbe sont souvent fort peu visibles ; sur les autres tiges les feuilles de forme plus différenciée sont aussi de taille plus régulière et leurs ponctuations apparaissent beaucoup plus nettement.

Au point de vue anatomique, la tige d'un rejet présente une différenciation plus profonde que la tige primordiale ; chez la première les deux côtes corticales sont très peu saillantes ; l'épiderme plus fortement cutinisé est formé de cellules plus petites aplaties tangentiellement ; l'épaisseur de l'écorce est moindre, grâce à la réduction des dimensions des éléments plutôt qu'à la diminution du nombre des assises. Le liber est plus développé par rapport au bois, celui-ci présente un aoûtement plus parfait ; il présente des vaisseaux irrégulièrement distribués, tandis que les vaisseaux du bois secondaire sont à peu près alignés radialement, suivant la direction des pointes primaires, chez les tiges nées de graines. Enfin les vaisseaux primaires s'oblitèrent plus rapidement par suite d'un excès de pression, qui les écrase. Malgré l'abondance des formations secondaires, qui la compriment, la moelle possède un diamètre plus considérable.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous pouvons formuler relativement aux plantes à bourgeons radicaux normaux et évoluants des conclusions à peu près inverses de celles des chapitres précédents. Les tiges qui proviennent de ces bourgeons possèdent en effet dans la plupart des cas une différenciation morphologique supérieure à celle des autres tiges de la même espèce, tandis que chez les espèces à bourgeons expectants, les tiges d'origine

radicale, qu'on pouvait obtenir, étaient toujours d'une organisation manifestement inférieure, et présentaient un développement limité n'atteignant pas la floraison.

Il y a d'ailleurs, entre ces deux groupes extrêmes, des types de transition, comme je l'ai montré; chez ceux-ci les pousses radicales ne sont point les plus différenciées ; elles peuvent être d'une organisation inférieure à la pousse née d'un rhizome (*Campanula rotundifolia*) ou même à la plante issue de germination (*Sonchus arvensis*); mais ce qui distingue toujours les plantes à bourgeons radicaux évoluants, c'est que les pousses qui proviennent de ces bourgeons ont une évolution normale et complète, allant jusqu'à la floraison.

J'ai montré qu'on peut prendre comme critérium de perfection, pour comparer entre elles les diverses tiges d'une même espèce, le développement du cylindre central par rapport à l'écorce.

L'étude des tiges nées de plus en plus bas sur la racine, chez une plante de Linaire issue de graine, nous a fait voir en effet que le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce croît, à mesure qu'on considère des tiges d'ordre plus élevé, qui sont manifestement de mieux en mieux différenciées. Ce rapport s'élève pour un double motif, par augmentation du cylindre central et diminution de l'épaisseur de l'écorce.

Le même caractère s'applique dans le même sens aux tiges radicales de l'*Euphorbia Cyparissias*, aux tiges aériennes d'origine radicale plus ou moins directe des *Convolvulus arvensis* et *Cirsium arvense* comparativement à la tige primordiale. Chez le *Sonchus arvensis*, il est en faveur de la tige primordiale, quoique la tige née de racine parcoure un développement complet.

Chez les espèces présentant d'autres organes de multiplication que les racines (*Campanula rotundifolia*, *Hypericum perforatum*), la tige radicale apparaît comme intermédiaire entre la tige primordiale et celles nées des tiges souterraines; elle se rapproche tantôt plus de la première

(*C. rotundifolia*), tantôt elle est presque identique à la seconde (*H. perforatum*).

Au caractère anatomique précédent, viennent s'en ajouter un certain nombre d'autres tirés de la morphologie externe ou interne et présentant une assez grande constance.

Les pousses radicales sont plus développées que celles issues de graines, la tige est plus longue, de diamètre plus considérable: la différenciation morphologique de la feuille est plus accentuée dès la base de la tige et augmente plus vite sur les feuilles successives. La disposition des feuilles, qui peut être particulière à la base de la tige primordiale, est généralement constante tout le long du rejet radical (*Euphorbia Cyparissias*).

La façon dont se ramifie l'axe principal est aussi assez différente; chez la plante née de graine ce sont surtout et parfois exclusivement les bourgeons axillaires inférieurs qui se développent, fournissant de longs rameaux, dont la taille dépasse parfois celle de la tige principale; chez les rejets, les bourgeons de la base restent au contraire expectants et la ramification se produit plus haut et d'une façon progressive ; il résulte de ces différents caractères une différence de port facile à observer.

La structure des pousses radicales, si l'on ne considère que le cas le plus général où ces pousses sont les plus différenciées que présente la plante, est caractérisée par les dimensions moindres des cellules de tous les tissus; l'épiderme est plus fortement cutinisé, l'écorce possède une région externe collenchymateuse plus considérable, l'endoderme est mieux différencié, le sclérenchyme péricyclique plus épais, les vaisseaux du bois plus petits, la zone périmédullaire plus considérable et plus active, le tissu sécréteur, lorsqu'il existe, plus abondant.

Les plantes dont nous venons de faire l'étude sont donc caractérisées par l'évolution complète des bourgeons radicaux, fournissant des pousses parvenant à fructifier et pos-

sédant la plupart du temps une différenciation supérieure à celle des pousses d'origines diverses qu'on peut trouver chez la même espèce.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

Les considérations exposées dans les divers chapitres de ce travail établissent d'une façon bien nette que, chez une espèce donnée, dont des racines sont aptes à fournir des bourgeons, les tiges feuillées qui proviennent de ceux-ci présentent, vis-à-vis des tiges d'autre origine, des caractères différentiels bien définis, soit au point de vue du développement, soit dans la morphologie externe ou interne.

Ces caractères ont été récapitulés à la fin de chaque chapitre pour chacun des groupes de plantes examinés ; il est donc inutile de les énumérer ici à nouveau dans le détail. En laissant maintenant de côté ce qui est spécial à telle ou telle espèce, proposons-nous de mettre en lumière les faits les plus généraux qui ressortent de cette étude.

Remarquons d'abord qu'aucun caractère, autre que celui de l'origine elle-même, ne permet de distinguer d'une façon absolue les tiges issues des racines, dans tous les cas qui peuvent se présenter. Il faut répartir les espèces à racines bourgeonnantes en deux catégories, pour pouvoir formuler des conclusions générales s'appliquant aux tiges radicales de toutes les espèces d'un même groupe.

La première catégorie, de beaucoup la plus nombreuse, renferme toutes les plantes à bourgeons expectants, c'est-à-dire ne se développant qu'exceptionnellement en tiges feuillées, et les végétaux ligneux dont les racines sont capables de donner des rejets. Chez les premières, les tiges nées des racines ne sont, comme nous l'avons vu, que des régénérations plus ou moins frêles, remédiant tant bien que mal à la conservation des individus, dans les cas de nécessité absolue et présentant par rapport aux autres tiges de la

plante une organisation la plupart du temps très inférieure. Chez les végétaux ligneux, les rejets sont, il est vrai, souvent de taille considérable, mais, malgré leur développement exubérant, ils n'en présentent pas moins un grand nombre d'analogies avec ceux des végétaux précédents au point de vue de la simplification morphologique. Chez toutes ces plantes les tiges d'origine radicale restent stériles.

Le deuxième groupe, beaucoup moins nombreux, comprend au contraire des espèces, chez lesquelles les rejets des racines présentent par rapport aux tiges d'autres origines une différenciation plus élevée. La racine bourgeonnante doit alors être regardée comme un organe normal de multiplication, elle se comporte comme un véritable rhizome.

Le type le plus profondément évolué dans ce sens est fourni par *Linaria vulgaris*, chez qui les tiges radicales deviennent en quelque sorte le pivot de la vie de la plante, puisqu'elles se développent dès les premiers stades de la germination, pour ainsi dire en parasite sur le jeune individu, et tuent rapidement la tige primordiale.

On peut, pour chacune des catégories précédentes, décrire relativement aux rejets de racines des caractères assez généraux ; ces caractères, qui sont à peu près inverses quand on passe d'une catégorie à l'autre, s'appliquent d'ailleurs à des degrés différents suivant les espèces qu'on étudie dans un même groupe, par suite des nombreux cas de transition. A côté du cas extrême de la Linaire, où la tige provenant de la gemmule avorte de bonne heure, nous trouvons des plantes comme le *Cirsium arvense*, où la tige primordiale se développe pendant toute une saison, comme le *Sonchus arvensis*, où cette tige parvient la première année à la floraison et à la fructification, avant l'évolution d'aucun bourgeon radical, et offre une différenciation supérieure à celle qu'atteindront les tiges nées des racines les années suivantes. C'est bien là un terme de passage aux espèces du premier groupe dans lequel nous trouvons également des transitions ménagées. Les différences qui existent par

exemple chez *Solanum Dulcamara*, entre un rejet de racine et la jeune branche provenant d'un bourgeon axillaire, sont bien peu sensibles à côté de ceux qu'on peut observer chez les arbres de grande taille; les tiges radicales, d'un *Geranium sanguineum* quoique n'atteignant pas la floraison, offrent une différenciation considérable, si on les compare aux frêles rejets des racines d'*Alliaria officinalis*, rejets qu'on voit à peine émerger du sol.

De l'ensemble de mes observations, il résulte que, chez une espèce donnée, la différenciation d'une tige à tous égards est d'autant plus profonde que le développement du cylindre central par rapport à l'écorce est plus considérable; c'est donc ce caractère qui m'a servi, parmi les nombreuses variations des divers tissus, comme critérium de perfection, puisqu'il peut résumer tous les autres.

Nous pouvons, en l'appliquant, caractériser les deux groupes de végétaux que nous avons formés tout à l'heure; dans le premier, le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce chez la tige radicale est inférieur à la valeur qu'il atteint chez les autres tiges; dans le second, ce même rapport est au contraire maximum pour la tige radicale.

Les rejets des racines sont en outre caractérisés dans la première catégorie :

1° *Au point de vue du développement*. — Il est chez eux beaucoup moins régulier que chez les autres tiges; la période des formations primaires est écourtée, les assises génératrices ont un fonctionnement précoce et produisent un abondant méristème secondaire, dont la différenciation est au contraire lente et défectueuse;

2° *Au point de vue morphologique*. — Les tiges présentent proportionnellement à leur taille des entre-nœuds plus allongés; les bourgeons axillaires sont mal différenciés et se développent peu ou point ; il y a donc, en général, absence de ramification ; les feuilles sont, suivant les cas, de taille

inférieure ou supérieure aux feuilles normales, mais elles se distinguent par la forme simplifiée du limbe et rappellent les feuilles primordiales ;

3° *Au point de vue anatomique.* — Les tissus de protection et de soutien sont peu développés; l'écorce est épaisse et plus homogène que dans les tiges normales : le bois est mal différencié; souvent, il présente une zone externe non lignifiée. La zone périmédullaire est peu active, ce qui est surtout manifeste chez les espèces à liber interne.

Enfin, dans la feuille, le tissu assimilateur est moins abondant, les lacunes sont plus grandes et plus nombreuses, et, comme conséquence d'une assimilation moindre, l'excrétion d'oxalate de calcium est moins abondante que chez les autres tiges.

D'une manière générale, dans ce groupe, les tiges nées des racines offrent d'assez nombreuses analogies avec les tiges issues de germination et cela surtout au point de vue de la morphologie externe.

Dans le deuxième groupe, les caractères comparatifs des tiges radicales sont tout opposés ; ils se résument donc, en un mot, par un développement moins hâtif que celui des autres tiges, suivi d'une différenciation plus profonde au point de vue de la morphologie externe et de la structure interne.

Je me suis la plupart du temps contenté d'enregistrer et de grouper les faits, sans en chercher une explication plus ou moins problématique.

J'ai pu cependant parfois montrer la corrélation qui s'établit entre les différences observées et des variations dans la nutrition. Si l'on compare, par exemple, la branche d'un an d'un arbre âgé avec le rejet fourni par ses racines, il est clair que la surabondance de sève brute apportée à ce dernier explique à la fois le grand développement des vaisseaux du bois, la croissance rapide de tous les organes, par suite d'une turgescence active, en

même temps que leur différenciation défectueuse, et par suite l'importance moindre prise par le tissu libérien.

Mais l'interprétation des faits est souvent fort délicate et risque même de tomber dans le domaine de l'hypothèse. Il est difficile, par exemple, de fixer jusqu'à quel point intervient l'hérédité dans les phénomènes de régression présentés souvent par les rejets de racines, mais il est certain qu'il en faut tenir compte. Les caractères morphologiques divergents qui sont devenus l'apanage des diverses espèces d'un même genre proviennent en somme de la différenciation d'un type primitif dans des sens variés, par suite de conditions spéciales d'existence, longtemps maintenues. Les caractères morphologiques sont donc certainement en relation étroite avec la différenciation interne des tissus. Si, pour une raison quelconque, cette différenciation s'atténue, subit en somme une régression, la plante doit tendre non pas à prendre une forme quelconque ; mais, en vertu de ses antécédents héréditaires, elle doit tendre vers une forme antérieure, une forme moins évoluée de l'espèce considérée. C'est ce que l'observation vérifie pleinement chez les plantes que j'ai classées dans la première catégorie; les tiges radicales rappellent chez elles les tiges issues de germination qui résument en elles les caractères ancestraux ; d'autre part, les rejets radicaux des diverses espèces d'un même genre manifestent une convergence qui ne peut être fortuite.

En résumé, la multiplication par bourgeons radicaux est un fait peu normal dans le règne végétal, elle donne naissance à des rejets d'organisation inférieure, dans la plupart des cas ; chez quelques espèces elle tend à s'établir d'une façon régulière, mais ne devient qu'exceptionnellement une sauvegarde effective de l'espèce.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne en ce qui concerne les recherches anatomiques, et

au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, pour les cultures et les observations biologiques. J'adresse à M. Gaston Bonnier, membre de l'Institut, directeur de ces deux laboratoires, l'expression de ma profonde gratitude pour les précieux conseils qu'il m'a si souvent prodigués.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Fig. 1. — Pousse fournie par un rhizome de *Geranium sanguineum*. — *rh*, rhizome. Réduction 1/2.

Fig. 2. — Pousse fournie par une racine de *G. sanguineum*. — *rm*, racine mère; *rad*, racine adventive. Réduction 1/2.

Fig. 3. — Tige d'*Euphorbia Cyparissias*, née sur une racine. — *t*, tige; *ra*, partie de la racine mère antérieure par rapport à la tige; *rp*, région postérieure de la racine mère. Réduction 1/2.

Fig. 4. — Tige principale de *Linaria vulgaris*, provenant de germination et conservée seule. — *cc'*, cotylédons. Réduction 1/3.

Fig. 5. — Jeune plant de *L. vulgaris* provenant de germination. — t_1, tige principale à feuilles opposées; t_2, tige provenant du premier bourgeon formé sur l'axe hypocotylé, à feuilles opposées aux nœuds inférieurs; t_3, tige provenant du deuxième bourgeon formé sur l'axe hypocotylé, à feuilles verticillées par trois; *cc'*, cotylédons. Réduction 1/3.

Fig. 6. — Pousse fournie par une racine de *Pulmonaria angustifolia*. — *rp*, partie de la racine mère, postérieure par rapport à la pousse; *rad*, racines adventives. Réduction 1/2.

PLANCHE II.

1° Limbes de feuilles. Réduction 2/3.

Fig. 1. — Feuille normale de *Populus nigra*.

Fig. 2. — Feuille d'un rejet de racine chez la même espèce.

Fig. 3. — Feuille normale de *Betula alba*.

Fig. 4. — Feuille d'un rejet de racine chez la même espèce.

2° Structure anatomique de feuilles.

Ligustrum vulgare.

Fig. 7. — Épiderme supérieure de la feuille du rejet. Gr. 215.

Fig. 8. — Épiderme supérieur de la feuille normale. Gr. 215.

Populus nigra.

Fig. 9. — Coupe du limbe chez la feuille normale. Gr. 215.

Fig. 10. — Coupe du limbe chez la feuille née sur la tige principale, la 1re année. Gr. 215.

Fig. 11. — Coupe du limbe chez la feuille du rejet de racine. Gr. 215. — *eps*, épiderme supérieur; *epi*, épiderme inférieur; *pal*, tissu palissadique; *lac*, tissu lacuneux; *lac.p*, tissu palissadique et lacuneux.

Fig. 12, 13. — Épidermes supérieur et inférieur de la feuille normale. Gr. 250.

Fig. 13, 16. — Épidermes supérieur et inférieur de la feuille née sur la tige principale. Gr. 250.
Fig. 14, 17. — Épidermes supérieur et inférieur de la feuille née du rejet de la racine. Gr. 250.

PLANCHE III.

Populus nigra.

Fig. 1 à 12 inclus. — Course des faisceaux dans le pétiole et la nervure principale de la feuille chez le rejet.
Fig. 13 à 24 inclus. — Course des faisceaux dans le pétiole et la nervure principale de la feuille normale.

Populus Tremula.

Fig. 25. — Caractéristique du pétiole chez la feuille du rejet.
Fig. 26. — Caractéristique du pétiole chez la feuille normale.

Populus alba.

Fig. 27. — Caractéristique du pétiole chez la feuille du rejet.
Fig. 28. — Caractéristique du pétiole chez la feuille normale.

Quercus Robur.

Fig. 29. — Caractéristique du pétiole de la feuille normale.
Fig. 30. — Caractéristique du pétiole d'une feuille prise sur la plantule d'un an.
Fig. 31. — Caractéristique du pétiole de la feuille du rejet. — *b*, bois; *l*, liber; *bi*, bois du faisceau interne; *li*, liber du faisceau interne; *scl*, sclérenchyme.

Brassica oleracea.

Fig. 32. — Caractéristique d'une feuille prise sur un rejet de racine.
Fig. 33. — Caractéristique d'une feuille primordiale. — *b*, bois; *l*, liber *coll*, collenchyme.

Linaria vulgaris.

Fig. 34 à 37 inclus. — Course des faisceaux dans un entre-nœud d'une tige à feuilles opposées.
Fig. 38 à 41 inclus. — Course des faisceaux dans un entre-nœud d'une tige à feuilles verticillées par trois.
Fig. 42 à 44 inclus. — Course des faisceaux dans un entre-nœud d'une tige à feuilles éparses.

PLANCHE IV.

Populus nigra.

Fig. 1. — Coupe transversale moyenne d'une branche d'un an.
Fig. 2. — Coupe transversale moyenne d'un rejet de racine âgé d'un an. —

ep, épiderme ; *lg*, liège ; *ph*, phelloderme ; *col*, collenchyme ; *c.scl*, cellules scléreuses de l'écorce ; *f.p*, fibres péricycliques ; *lbp*, liber primaire ; *f.lb*, fibres libériennes ; *ag*, assise génératrice libéroligneuse ; *lbs*, liber secondaire ; *bs*, bois secondaire ; *bsc*, bois secondaire non lignifié ; *bp*, bois primaire ; *scl*, sclérenchyme périmédullaire ; *m*, moelle. Gr. 170.

Bryonia dioica.

Fig. 3. — Faisceau libéroligneux de la tige normale.

Fig. 4. — Faisceau libéroligneux d'une tige née d'un bourgeon radical. — *lbn*, liber normal ; *b*, bois ; *lbi*, liber interne. Gr. 200.

LES

TYPES DES AUXOSPORES CHEZ LES DIATOMÉES

ET LEUR ÉVOLUTION

Par C. MERESCHKOWSKY

Nos connaissances sur la formation des auxospores datent de longtemps. Thwaites (1) fut le premier qui, en 1847, publia un ouvrage important sur ce sujet, dans lequel il décrivit les auxospores d'un grand nombre de formes. Ses publications furent suivies de celles de Lüders (2), dont les observations souvent très exactes ont aussi beaucoup contribué à nos connaissances sur les auxospores et leur mode de formation. Après ces deux auteurs, survient une longue période de repos, pendant laquelle rien d'important n'a été fait. Non qu'il n'y ait eu un nombre, considérable même, d'auteurs (3), qui ont publié telle ou telle observation intéressante sur ce sujet, mais leurs observations ne portent que sur un nombre restreint de formes et sont dans beaucoup de cas très incomplètes.

Ce n'est que tout récemment et grâce aux excellentes

(1) Thwaites, *On conjugation in the Diatomaceæ* (Annals and Magazine of Natural History, 1re série, vol. XX, 1847). — *Further observations on the Diatomaceæ* (Ann. a. Mag. of Nat. Hist., 2e série, vol. I, 1848).

(2) Lüders, *Beobachtungen über die Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen* (Botanische Zeitung, 1862).

(3) W. Smith, Carter (Ann. Mag. N. H., 1856, XVII), Pfitzer, A. Schmidt, Borsvcow, Reinhard, P. Petit, Klebahn, Schütt, Miquel, Cleve, Gran, etc.

recherches de Karsten (1) qu'un nouvel élan a été donné à cette intéressante branche d'études. Cet auteur a non seulement ajouté un grand nombre d'espèces et de genres à ceux qui étaient déjà connus sous le rapport de leurs auxospores, mais il a étudié ces phénomènes d'une manière beaucoup plus détaillée que ses prédécesseurs, en tenant compte de la manière dont se comporte le nucléus. Ses recherches, très circonstanciées, nous ouvrent des horizons tout à fait nouveaux et nous mettent en état de pénétrer les procédés de la formation des auxospores jusque dans leurs mystères les plus profonds. Je ne crois pas me tromper en disant que les travaux de Karsten marqueront une époque dans l'histoire de nos connaissances sur la reproduction des Diatomées. Dans tous les cas, les services qu'il a rendus à la science sont grands et son nom sera toujours rattaché à cette branche d'études.

Mais en admettant tout cela, il me paraît que cet auteur, tout en apportant un grand nombre de faits bien constatés pour lesquels la science lui sera toujours redevable, n'a pas toujours réussi à leur donner une juste interprétation. Ses idées surtout sur l'origine de ces phénomènes, sa méthode de grouper les différents types selon lesquels les auxospores se forment et ses théories concernant leurs relations et leur évolution les uns des autres me paraissent être dans bien des cas loin de la vérité.

En étudiant attentivement les faits, tels qu'ils sont présentés dans les ouvrages de Karsten, j'ai été amené dans certains cas à leur donner une interprétation différente de celle que leur donne cet auteur et à établir ainsi un ordre d'évolution des types qui dans beaucoup de cas diffère essentiellement de celui qu'il a établi. Souvent mes idées sont même diamétralement opposées aux siennes. Le type

(1) G. Karsten, *Untersuchungen über Diatomeen* (I, Flora 1896, p. 286; *Id.* II, Flora 1897, p. 33; *Id.* III, Flora 1897, p. 203). — *Die Diatomeen der Kieler Bucht*, 1899. — *Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura* (Flora 1900, vol. LXXXVII, fasc. III, p. 253).

qu'il considère comme primitif me semble être un type dérivé; le type qui selon moi est le primitif serait d'après lui au contraire un type dérivé; des variétés qu'il considère comme étant d'une grande importance, liant un type à l'autre, me paraissent être des déviations ou des petites branches latérales de peu d'importance; et ainsi de suite.

Mes idées sur l'évolution des auxospores me paraissant être plus conformes aux faits et plus en harmonie avec les affinités et l'évolution des Diatomées, et l'ordre dans lequel je dispose et rattache les différents types plus naturel, j'ai cru qu'il serait utile de les présenter au jugement des personnes intéressées dans ce sujet, en les exposant dans cet article.

Il nous faudra donc, avant tout, établir une classification naturelle des auxospores. Je n'entends pas par là instituer de nouveaux types (quoique j'en ajouterai quelques-uns), car ceux de Karsten sont excellents; ce que je me propose de faire, c'est de les disposer dans un ordre naturel, tel qu'ils ont dû apparaître au cours de l'évolution des Diatomées. Ceci nous conduira cependant à les désigner par des chiffres différents de ceux adoptés par Karsten, qui ne sont plus commodes au point de vue nouveau où nous allons nous placer.

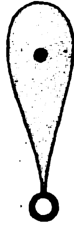
Ce sujet sera suivi de quelques considérations sur la généalogie des Diatomées, qui permettront de voir lequel des deux ordres d'évolution des auxospores, celui de Karsten ou le mien, est le plus en harmonie avec l'évolution des Diatomées.

Voici donc les différents types de formation des auxospores qu'on peut distinguer et leur ordre d'évolution.

Type I : Une auxospore formée d'une seule cellule mère (type IV de Karsten). — Ce type appartient exclusivement aux Anaraphidées ou Centricæ (fig. 1).

C'est le type le plus primitif, sans aucun doute, d'abord parce qu'il se rencontre exclusivement chez les Diatomées les plus primitives telles que les Melosirées, et en général

les Anaraphidées, et puis parce que c'est le mode de formation le plus simple imaginable : le contenu d'une cellule sort de son enveloppe et s'accroît en volume. Peut-on s'imaginer quelque chose de plus simple que cela? Cette cellule agrandie, après une courte période de repos pendant laquelle elle se forme de nouvelles valves, commence à se diviser en produisant une nouvelle série de générations de cellules. C'est donc un simple accroissement d'une Diatomée devenue trop petite par suite d'une division réitérée, un simple rajeunissement comme le considère à juste raison Miquel. L'auxospore du type I n'est qu'une Diatomée de grande taille, souvent un peu irrégulière dans ses formes, avec des enveloppes un peu différemment constituées.


Fig. 1. — Type I. Anaraphidées.

L'apparition de temps à autre dans la série de générations d'une pareille Diatomée agrandie, ou d'une auxospore si l'on veut, est une nécessité absolue. Une Diatomée qui vit, qui se nourrit, a comme tout organisme une tendance naturelle à s'étendre, à augmenter ses dimensions, mais grâce à la structure particulière de sa membrane siliceuse et notamment à l'emboîtement de ses valves, non seulement elle ne peut s'accroître, mais au contraire elle est forcée de devenir après chaque division de plus en plus petite. Il est évident que cette diminution de taille est un phénomène tout à fait contraire à la nature. Pas de doute que la Diatomée ne l'aime pas et pas étonnant qu'à la fin des fins elle ne perde pour ainsi dire patience et, ne pouvant plus supporter cette contrainte continuelle, elle ne vienne par un effort suprême secouer le joug intolérable, et ne sorte de son emprisonnement pour s'étendre en toute liberté. C'est une simple révolte de la nature contre des conditions anormales, qui retenait la taille d'une manière artificielle dans des limites trop étroites; ce n'est rien qu'un accroissement, qui au lieu de se faire petit à petit

après chaque division cellulaire a été remis de génération à génération et accumulé *in potentia* jusqu'à un moment où, ne pouvant plus tenir, cet accroissement se fait d'une manière subite, brusque, comme par une sorte d'explosion.

Si les conditions particulières dans la structure et composition des membranes n'existaient pas, la Diatomée se serait accrue un peu après chaque division; maintenant elle groupe ces petits accroissements en un seul, qui se fait à de longs intervalles. A ce point de vue, on pourrait donc dire que chaque cellule végétative, qui s'accroît après s'être divisée, représente une auxospore rudimentaire et cette possibilité de rattacher la formation des auxospores du premier type aux phénomènes de croissance normale de toute cellule végétative est aussi ce qui en fait le type le plus primitif. En somme, dans la formation des auxospores de ce type, il ne faut voir qu'un accroissement modifié par la nature particulière des enveloppes siliceuses des Diatomées; ce n'est pas une reproduction, — c'est un phénomène purement végétatif.

Une bonne figure schématique ou un diagramme explique souvent les choses plus facilement que de longues explications; c'est pourquoi, je présente au lecteur les diagrammes suivants, qui feront ressortir plus clairement tout ce qui vient d'être dit concernant la nature et l'origine des auxospores.

La figure 2 est composée d'une série régulière de petites

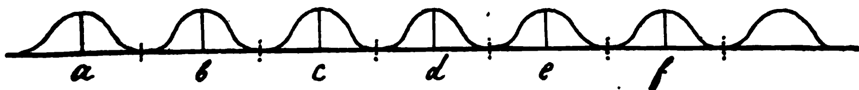


Fig. 2.

ondes, dont chacune représente l'accroissement de la cellule après chaque division, la hauteur des ondes *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* indiquant le total de chaque accroissement. C'est le procédé qui caractérise les cellules dont la membrane est composée de cellulose pure. La figure 6 reproduit les choses

telles qu'elles se présentent chez une Diatomée typique;

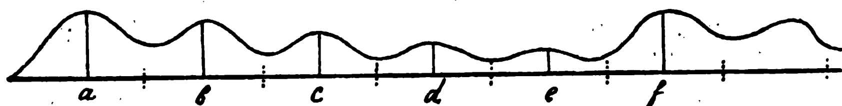


Fig. 3.

ici, la taille diminue après chaque division (indiquée par les lignes ponctuées verticales) de *a* jusqu'à *e*; arrivée à ce

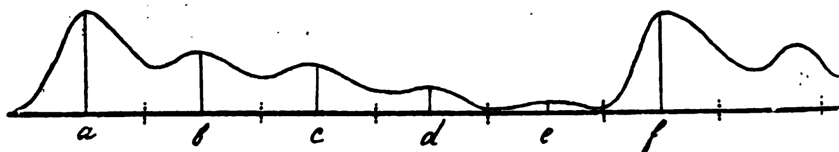


Fig. 4.

point, la taille s'accroît subitement de la longueur *ef*, qui est égale à la somme $a + b + c + d + e + f$ de la figure 2.



Fig. 5.

Enfin les figures 3, 4 et 5 représentent les formes intermédiaires, avec des membranes de plus en plus silicifiées; on y

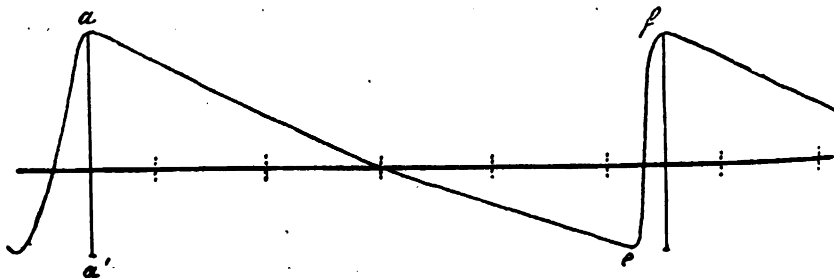


Fig. 6.

voit les accroissements *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, diminuer et au contraire l'accroissement *f* graduellement augmenter.

Le procédé de formation des auxospores du premier type est cependant accompagné de certains phénomènes fort intéressants qui malheureusement, mal interprétés, ont donné lieu à des conceptions et des théories qui me paraissent être erronées. Les excellentes recherches de Karsten (1) ont notamment montré que la formation des auxospores chez les Mélosirées est accompagnée de certains changements dans la position et la structure du nucléus, qui prouvent l'existence chez les auxospores en voie de formation d'une tendance à se diviser. Le nucléus se déplace du centre de la valve ancienne, glisse lentement le long des parois et vient se placer au centre de l'extrémité extérieure de l'auxospore. Cette migration du nucléus, qui n'a ordinairement lieu que pendant la division des frustules, est par elle-même déjà une indication d'un début de division ; mais Karsten a réussi à constater un autre phénomène encore qui ne laisse pas de doute sur la signification de cette migration : le nucléolus, pendant que cette dernière a lieu, se divise en deux. Cette division, il est vrai, ne persiste pas, car bientôt nous voyons le nucléus de nouveau pourvu d'un simple nucléolus ; mais ces deux faits combinés suffisent pour démontrer qu'une tendance à la division de l'auxospore existe réellement.

Et cela ne doit pas nous étonner, car qu'est-ce qu'une division cellulaire sinon le résultat logique de son accroissement ; une petite cellule, une cellule jeune encore ne se divise pas, ce n'est que lorsqu'elle atteint un certain volume qu'elle acquiert cette tendance. Or, une auxospore est, comme nous l'avons vu, une cellule subitement agrandie, rien d'étonnant que cet accroissement soit accompagné d'un désir et même d'un commencement de division. Si celle-ci ne s'achève pas, cela ne doit pas nous étonner non plus, parce que ce changement subit de volume a certainement dû produire certains désordres dans les condi-

(1) G. Karsten, *Untersuchungen über Diatomeen*, III, p. 209 et suiv.

tions physiologiques de l'organisme qui empêchent l'acte de division de s'accomplir d'une manière normale. Plus tard des formes parurent (Voy. type II), qui finirent par s'adapter à ces conditions anormales et purent ainsi accomplir l'acte de division d'une manière complète et normale. Mais même ici, une fois l'auxospore formée, elle passe une courte période de repos pendant laquelle tout rentre de nouveau dans l'état normal et la division de la cellule procède régulièrement et se continue de génération en génération formant un nouveau filament de frustules.

C'est ainsi, me paraît-il, qu'il faut envisager ces phénomènes de division avortée accompagnant la formation des auxospores du type I : l'*auxospore n'est qu'une simple cellule végétative et sa division*, *qu'elle soit avortée ou non*, *n'est qu'une simple division de cette simple cellule*, *plus ou moins déviée de son cours normal par cette subite explosion du volume de la Diatomée.*

J'insiste sur ce point, car Karsten croit y voir quelque chose d'extraordinaire et en tire des conclusions qui ne me paraissent pas être justifiées par les faits. Dans cette tendance de l'auxospore à se diviser, il croit voir un indice que la formation d'une auxospore est une modification ou un cas spécial d'une division cellulaire ordinaire. « Das wesentliche Resultat dieser Mittheilung », dit-il, « wäre denn, dass die Auxosporenbildung von Melosira, wie diejenige aller in den früheren Mittheilungen behandelten Formen, sich auf eine modificirte Zelltheilung zurückführen lassen (1) », et plus loin, il développe cette idée en disant que « die Diatomeen ursprünglich nur die Vermehrung und Fortpflanzungsform der Theilung besassen. Die Auxosporenbildung ist eine aus der rein vegetativen Theilung (auf zweierlei Wegen nach bisheriger Erfahrung) abgeleitete Form der Fortpflanzung und Verjüngung (2). »

Que les Diatomées primitives se multipliaient par simple

(1) G. Karsten, *Untersuchungen über Diatomeen*, III, p. 219.
(2) *Loc. cit.*, p. 221.

division cellulaire, ceci est une conclusion d'autant plus juste qu'aujourd'hui encore les Diatomées les plus simples et notamment les Anaraphidées ne se multiplient pas autrement; car s'il y entre une phase particulière, que nous appelons *auxospore*, qu'est-ce que cette dernière sinon une simple cellule végétative agrandie, provenue d'une division cellulaire et à son tour se divisant pour former une nouvelle série de générations ? Un Melosira ne se multiplie donc que par division, il y a division avant la formation des auxospores, il y a division plus ou moins modifiée pendant cette formation, et il y a division après la formation. Il est donc exact de dire que les Diatomées primitives se multipliaient par simple division.

Il est aussi exact de voir, comme le fait Karsten (*loc. cit.*), dans les auxospores une conséquence nécessaire de la silification des enveloppes et de l'emboîtement des valves, deux conditions qui empêchent la cellule de s'accroître et diminuent sa taille à la suite de chaque division.

Mais dire que la formation des auxospores est une division cellulaire modifiée me paraît être inexact, et cela pour deux raisons. D'abord parce que les faits contredisent cette assertion, car s'il en était ainsi on devrait s'attendre à voir la division des auxospores le mieux exprimée chez les Diatomées les plus inférieures, et puis devenir graduellement de plus en plus obscure et rudimentaire. Or, c'est l'inverse qu'on constate. Chez les Mélosirées, qui sont les Diatomées les plus primitives que nous connaissions et qui possèdent aussi le type de formation des auxospores le plus primitif, la division de ces dernières est tout à fait rudimentaire, étant réduite à une simple division très passagère encore du nucléolus, tandis que chez le *Rhabdonema arcuatum*, qui est une forme comparativement très élevée, la division de l'auxospore est complète, ne différant en rien d'une division cellulaire ordinaire. A ce point de vue donc, il n'est pas exact de dire que l'auxospore dérive d'une division cellulaire.

Mais il y a une autre raison plus sérieuse encore pour ne pas accepter cette théorie, c'est l'impossibilité de s'en faire une idée claire. En effet, que veut dire cette phrase : la formation des auxospores est une modification d'une division cellulaire? Pour ma part, je n'ai jamais pu réussir à m'en faire une idée nette. La première fois que j'en ai eu connaissance, l'idée ne me parut pas mauvaise, et je me suis dit qu'il se pourrait qu'il en soit ainsi. Mais lorsque j'ai commencé à y réfléchir, j'ai vu que je ne la comprenais pas bien et, chose étrange, plus j'y réfléchissais moins je la comprenais et maintenant je confesse ne pas la comprendre du tout. Si nous remplaçons dans cette phrase les mots « formation des auxospores » par les mots équivalents « agrandissement d'une cellule », elle se lirait de la manière suivante : l'agrandissement d'une cellule est une modification d'une division cellulaire. Pas moyen d'y comprendre quelque chose.

Il y a là évidemment confusion d'idées. Le phénomène de formation des auxospores est un phénomène d'accroissement cellulaire et s'il vient s'y ajouter une division de la cellule sous une forme plus ou moins marquée, cette dernière n'est qu'un phénomène supplémentaire et tout à fait indépendant de la formation de l'auxospore avec laquelle il n'a rien à faire. La cellule accrue peut se diviser, elle peut le faire plus tôt, plus tard, elle pourrait même ne pas se diviser du tout; dans tous les cas, il y aurait formation d'auxospore, car ce qui en fait une ce n'est pas la division ou la non-division, mais l'*accroissement de volume*. A ce point de vue encore, il n'est pas exact de dire que la formation des auxospores est une division de cellule modifiée, car ces deux phénomènes quoique pouvant être concomitants sont de nature tout à fait différente. Je le répète, la formation d'une auxospore est un accroissement, un rajeunissement de la cellule, et la division... ma foi, c'est la division et rien de plus ; ce sont deux ordres de faits tout à fait différents, incomparables, qu'on ne

doit et ne peut rapprocher l'un de l'autre, encore moins les lier par une origine commune. Si en s'accroissant la cellule s'apprête en même temps à se diviser, comme cela a lieu chez les Mélosirées, elle pourrait tout aussi bien s'accroître sans aucun phénomène concomitant de division ; en théorie du moins, c'est tout à fait admissible. Les deux phénomènes peuvent aller l'un à côté de l'autre, mais peuvent aussi exister séparément ; une division peut exister sans formation d'auxospores et une formation d'auxospores peut, en théorie du moins, exister sans la moindre trace de division. Et selon toute probabilité, ce dernier cas a lieu de fait chez certaines Anaraphidées.

Les auxospores sont dérivées d'une nécessité absolue que les Diatomées ont à accroître de temps en temps leur volume, qui diminue continuellement après chaque division, — c'est là l'origine des auxospores, et dire qu'elles dérivent d'une division des cellules, ce n'est pas apporter de la lumière dans la question, mais au contraire l'obscurcir. Pour ma part, je me refuse positivement à réunir ces deux idées : formation des auxospores (accroissement) et division des cellules, tellement elles sont incomparables, incommensurables ; je ne trouve pas de point de rattache, c'est comme si j'avais à rattacher dans mon esprit les phénomènes de digestion avec la division des cellules et lier ces deux phénomènes par un lien d'origine commune. Ce serait simplement une impossibilité mentale.

Ainsi cette théorie des auxospores comme étant une modification de division cellulaire doit être rejetée, non pas parce que la théorie soit mauvaise, mais parce que ce n'est pas une théorie du tout, c'est une simple juxtaposition d'idées que l'esprit se refuse à mettre ensemble. Et je proposerais de remplacer cette théorie par une autre, d'après laquelle *la formation des auxospores serait un accroissement de cellule modifié, un accroissement emmagasiné ou sommarisé* (*ein summirtes Zellenwachsthum*).

Je me suis un peu étendu sur cette question, car elle a

de l'importance pour une juste interprétation des phénomènes se rattachant aux auxospores et surtout pour les disposer dans leur ordre naturel.

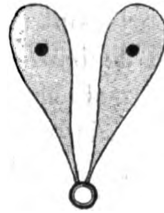
Avant de passer au deuxième type, il nous faut mentionner encore un fait ayant rapport au premier type. J'ai dit plus haut qu'une des preuves que ce dernier est le type originaire, c'est qu'il est confiné exclusivement chez les Diatomées inférieures ou les Anaraphidées. Ceci n'est pas tout à fait exact, car nous le retrouvons chez deux espèces du genre Nitzschia, *N. paradoxa* et *N. palea* (1), genre qui appartient à un groupe de Diatomées bien supérieur aux Anaraphidées. Mais cette contradiction n'est qu'apparente. Ici encore, c'est aux excellentes recherches de Karsten que nous devons d'y voir clair; il a démontré que, pendant la formation de l'auxospore, l'un des deux chromatophores du *N. paradoxa* disparaît tandis que l'autre se divise en deux (2) et l'interprétation qu'il donne à ce phénomène, et qui me paraît être correcte, est que l'auxospore de cette Diatomée était originairement sujette à une division probablement suivie d'une conjugaison des deux moitiés de deux cellules mères et que graduellement, probablement sous l'influence d'une nutrition saprophyte, les phénomènes sexuels devinrent de plus en plus réduits, pour disparaître enfin complètement. C'est ainsi que la formation des auxospores chez *N. paradoxa* et *N. palea*, quoique en apparence ne différant en rien de celle des Anaraphidées, est en réalité très différente et la différence est celle-ci : que les auxospores de ces deux espèces étaient autrefois de nature sexuelle, tandis que celles des Anaraphidées ne l'ont jamais été. Aussi pourrons-nous désigner ce type, pour ne pas le confondre avec le type I, par un I*a*.

Type II. — Deux auxospores formées d'une seule cellule mère par simple division de celle-ci

(1) D'après les observations de Miquel.
(2) G. Karsten, *Die Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 182.

(type I de Karsten). Ce type semble être caractéristique pour les Bacilloïdées (fig. 7).

Au premier abord, ce type paraît très différent du type I, mais en réfléchissant on arrive à n'y voir qu'une simple variation de ce dernier, une étape plus avancée dans la même ligne d'évolution. En effet, dans le type I, il y a aussi division de l'auxospore, mais cette division y est avortée, ici elle est devenue complète, c'est là toute la différence. Pour comprendre comment le type II a pu dériver du type I, il ne faut pas oublier qu'une auxospore d'une Mélosirée par exemple n'est qu'une cellule agrandie; or, c'est le propre de la cellule de se diviser, seulement chez les Mélosirées, qui représentent le type le plus inférieur des Diatomées, cette division est très incomplète, tout à fait rudimentaire et nous avons vu que la raison probable en était l'accroissement subit du volume de la cellule qui ne pouvait manquer de déranger l'équilibre des forces vitales. Mais les Bacilloïdées représentent un type de beaucoup supérieur aux Mélosirées, qui s'est développé bien longtemps après ces dernières; des milliers, peut-être des centaines de milliers d'années les séparent les uns des autres. Dans cet espace de temps, les Diatomées ont pu s'adapter aux conditions défavorables qu'un accroissement subit de la cellule a dû présenter à l'accomplissement d'une division normale. D'avortée et rudimentaire comme elle l'est chez les Mélosirées, elle a donc pu devenir graduellement normale; d'une simple ébauche, elle a pu ainsi devenir complète; non seulement le nucléolus, mais aussi le nucléus devint capable de se diviser, et graduellement le plasma lui-même put y prendre part et aboutir ainsi à la division de l'auxospore toute entière pour en former deux. C'est donc toujours la même division, dont on ne voit que les premiers pas chez les Mélosirées, mais qui ici s'achève complètement.


Fig. 7. — Type II. Bacilloïdées.

Ainsi, au lieu de considérer, comme le fait Karsten, le type II comme le type primitif, je crois au contraire qu'il est plus conforme aux faits d'y voir un type dérivé du type I, dont il présente un stade plus avancé. Je dis plus conforme aux faits, car en étudiant la distribution des deux modes de division de l'auxospore en formation, l'incomplète ou rudimentaire et la complète, nous voyons que la première se rencontre exclusivement chez les Diatomées les plus inférieures, les Mélosirées, tandis que la division complète apparaît chez les Bacilloïdées, qui sous tous les rapports sont supérieures à ces dernières et elle se maintient et devient même prédominante chez les Raphidées et les Nitzschiées qui certes représentent les types les plus élevés des Diatomées.

Le type II a produit quelques variétés ou sous-types. Le premier est celui du *Rhabdonema adriaticum*, où pendant la formation de l'auxospore le nucléus se divise en deux, l'un reste dans l'auxospore, l'autre est expulsé et disparaît. Voici comment je crois pouvoir interpréter ce phénomène. Dans le type II pur, tel qu'il se présente chez *Rhabdonema arcuatum*, les deux auxospores sont de taille égale (fig. 7). En supposant que l'une des auxospores devienne de plus en plus petite et que finalement, absorbée probablement par l'autre, elle devienne tout à fait rudimentaire, se réduisant au seul nucléus, nous obtenons le sous-type II *b*, qui caractérise le *Rhabdonema adriaticum*. Que ce dernier soit réellement dérivé du type II par une résorbtion graduelle de l'une des auxospores, c'est ce qui ressort du fait que les deux formes se rencontrent dans le même genre.



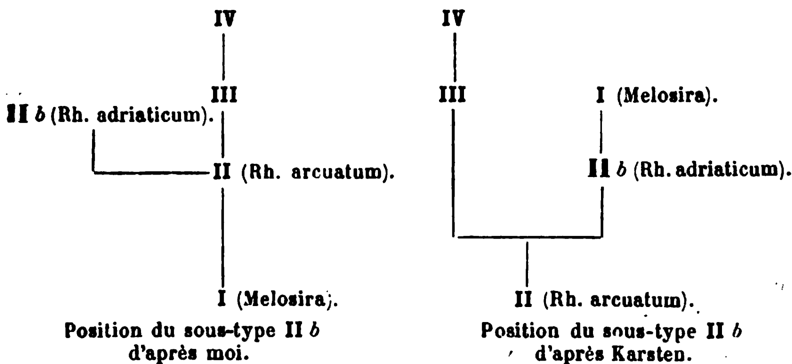
Fig. 8. — Sous-type II *b*, *Rhabdonema adriaticum*.

C'est aussi la manière de voir de Karsten (1); seulement cet auteur me paraît avoir méconnu la signification de ce

(1) G. Karsten, *Die Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 181.

phénomène sous un autre rapport. D'après lui, ce procédé serait d'une grande importance : « Die grosse Bedeutung dieser Auxosporenbildung von *Rhabdonema adriaticum* », dit-il, « liegt nun darin, dass der Uebergang von Typus I (mon type II) zu Typus IV (mon type I) damit unmittelbar gegeben ist, dessen Charakteristik in der Herausbildung *einer* Mutterzelle zu *einer* Auxospore liegt » (1). Nous avons déjà vu que le type I n'est dérivé d'aucun autre type, mais qu'il représente le type primitif. Quant au cas du *Rhabdonema adriaticum*, il ne me paraît avoir aucune importance sérieuse, représentant simplement un cas particulier, une petite branche déviée du type II, sans aucune conséquence. C'est une petite curiosité, voilà tout.

La manière différente dont Karsten et moi envisageons ce cas ressortira plus clairement de la comparaison des deux petits arbres généalogiques suivants :



Position du sous-type II *b* d'après moi.

Position du sous-type II *b* d'après Karsten.

La deuxième variété, que nous désignerons par II *a*, est représentée par le *Synedra affinis*. Celle-ci est au contraire de la plus grande importance, car c'est elle qui ouvre la porte aux phénomènes sexuels. En apparence cependant cette variation paraît insignifiante, car ici aussi la cellule mère produit deux auxospores par simple division, tout à

(1) *Loc. cit.*, p. 181.

fait comme dans le type, dont elle ne diffère que par la division du nucléus de chaque auxospore en deux (fig. 9); les deuxièmes nucléus disparaissent d'ailleurs plus tard pour n'en laisser qu'un seul pour chaque auxospore (1).

Pour apprécier ce fait à sa juste valeur, il faut avoir en vue que, comme les excellentes recherches de Karsten le démontrent, la copulation de deux individus ou de deux auxospores ne se fait jamais avant qu'une division préalable du nucléus, soit en deux, soit en quatre, ne se soit faite. Les nucléus entiers des deux cellules copulantes, comme les faits le prouvent, ne peuvent pas s'unir; pour l'accomplissement de cet acte il devient nécessaire qu'une portion du nucléus originaire se détache pour se perdre. Cette réduction du nucléus est sans doute un phénomène analogue à la formation des corpuscules directeurs (Richtungskörperchen) chez les animaux et trouve son explication dans la théorie de Weismann, d'après laquelle une moitié des ides du plasma germinatif doit se séparer avant la fécondation afin de donner place aux ides un peu différents d'un autre individu dans le but de produire un plus grand nombre de variations individuelles si nécessaires pour la sélection naturelle.

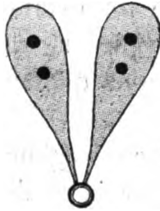


Fig. 9. — Sous-type II *a*, *Synedra affinis*.

Quoi qu'il en soit, les faits ne laissent aucun doute qu'une division préalable ou réduction du nucléus est une condition nécessaire pour que la copulation de deux individus puisse avoir lieu. Deux Diatomées ou deux auxospores dont les nucléus ne seraient pas réduits par division ne peuvent pas copuler. Or, s'il en est ainsi, le type II dans son état pur ne pourrait jamais donner lieu au type sexuel, car chaque auxospore n'y possède qu'un seul nucléus non réduit. Afin que la formation sexuelle des auxospores puisse avoir lieu

(1) G. Karsten, *Die Diatom. d. Kieler Bucht*, p. 24.

il devient donc nécessaire qu'un type apparaisse analogue au type II, mais en différant par la présence de deux nucléus dans chaque auxospore. Ce n'est que lorsque de pareilles Diatomées ont paru que la copulation devint possible. On peut donc réellement dire que cette variation du type II, ou ce sous-type représenté par *Synedra affinis*, ouvre la porte à la sexualité, et c'est sous ce point de vue qu'il faut le considérer.

C'est une forme intermédiaire entre le type asexuel II et le type sexuel III, ou plutôt une forme préparatoire, car au fond dans le sous-type II *a* il n'y a encore aucune trace de sexualité : de copulation il n'y existe rien et quant à la division du nucléus, celle-ci n'a pu avoir à cette période encore aucune signification sexuelle. Elle l'aura plus tard, mais à l'origine cette division devait jouer certainement un rôle différent. Car il serait ridicule de supposer qu'une Diatomée ait produit ce type préparatoire dans la prévision que ses descendants en auront besoin pour pouvoir accomplir l'acte de copulation. A l'origine, c'est-à-dire dans le sous-type II *a*, c'était probablement une simple division végétative incomplète et avortée, ici dans la deuxième génération de cellules, comme elle l'était dans la première dans le type I. Dans ce dernier, c'est la première génération qui présentait des obstacles insurmontables à une division complète de l'auxospore; dans le type II, ces obstacles ont été surmontés et la division s'achève normalement, mais ils persistent dans la deuxième génération et ici les efforts de la cellule ne parviennent pas à les surmonter ; donc la division reste, pour une fois encore, incomplète. Ce n'est que plus tard, dans les formes supérieures des Diatomées, que la nature s'empara de ce phénomène de division incomplète et l'utilisa, en le changeant un peu, dans un but sexuel.

Le sous-type II *a* est donc une forme intermédiaire théoriquement nécessaire et, s'il n'était pas connu, il faudrait le créer comme une hypothèse inévitable. Si le type

suivant (III) existe (Voy. fig. 10), ce n'est que parce que les deux moitiés droite et gauche dont il est composé ont préalablement existé; or, chacune de ces deux moitiés ne représente que le sous-type II *a*, comme on peut facilement s'en convaincre en comparant chaque moitié, droite ou gauche, de la figure 10 avec la figure 9.

Je regrette de me trouver, ici encore, en contradiction complète avec M. Karsten. Cet auteur considère ce sous-type au rebours; pour lui ce n'est pas le commencement d'une nouvelle ligne d'évolution, la ligne sexuelle, mais un phénomène rudimentaire, un reste d'une reproduction sexuelle dégénérée. Pour moi, c'est l'aurore de la sexualité; pour lui, c'en est le crépuscule. M. Karsten doit cependant admettre qu'on peut considérer ce sous-type à deux points de vue: comme le commencement d'un phénomène ou comme sa fin, et si ces deux possibilités existent, il faut avoir des raisons suffisantes pour accepter l'une et rejeter l'autre. Cependant si nous cherchons dans ses ouvrages les raisons qui le font considérer ce type comme une sexualité dégénérée, nous ne les trouvons pas; il ne mentionne même pas l'autre possibilité. Et pourtant, c'est précisément cette autre explication qu'il faut choisir entre les deux, parce qu'il existe des raisons sérieuses pour la préférer, tandis qu'il n'en existe aucune pour préférer l'autre.

Ces raisons sont les suivantes. D'abord on devra convenir que le type sexuel est un type plus compliqué que le type asexuel, et comme tout se développe du simple au complexe il faut admettre que le type sexuel s'est développé du type asexuel. Le type II *a* étant purement asexuel, nous sommes donc amené à admettre que c'est lui qui est le type primitif dont le type III a tiré origine et non pas *vice versâ*, à moins qu'il n'y ait quelque raison sérieuse de supposer une évolution regressive, qui dans le cas présent n'existe pas.

Ensuite M. Karsten doit bien admettre que le type II pur et simple (fig. 7), c'est-à-dire avec un seul nucléus indivis dans chaque auxospore, n'a pas pu se transformer directement

en le type sexuel III (fig. 10), qu'il a dû exister une forme transitoire analogue au type II *a*, sinon identique à celui-ci. Si même il ne considère pas *Synedra affinis* comme représentant cette forme intermédiaire, il doit admettre l'existence d'une forme hypothétique de ce genre. Or pourquoi créer une forme hypothétique lorsque celle-ci existe déjà en réalité dans le *Synedra affinis*, pourquoi multiplier les hypothèses plus qu'il n'est nécessaire? Ainsi, en acceptant ma manière de voir, on évite une hypothèse inutile, et c'est là la deuxième raison pour préférer ma manière de voir à celle de M. Karsten.

Enfin, si l'on accepte l'interprétation de cet auteur, on arrive logiquement et nécessairement à cette conclusion à laquelle il est en effet arrivé, que les Synedra étaient autrefois des formes sexuelles, qu'ils dérivent des Raphidées, qu'ils étaient, en un mot, des Diatomées pourvues d'un raphé dont leur pseudoraphé serait un reste. « Synedra, dit-il, muss... in früherer Zeit auch beweglich gewesen sein; es ist also vermuthlich ihre Pseudoraphe der Ueberrest eines früher funktionsfähigen Bewegungsorganes (1). » Or les Synédrées sont si intimement liés aux Fragilariées qu'il faudrait alors considérer toute la tribu des Fragilarioïdées comme dérivée des Raphidées et on arriverait ainsi à une évolution de formes inférieures des formes supérieures, c'est-à-dire à une évolution à rebours. En acceptant ma manière de voir on n'arrive à rien de pareil ; ce sont au contraire les formes mobiles, les Navicules et autres Diatomées supérieures qui se seraient développées des Diatomées immobiles et inférieures, ce qui est en conformité avec la loi générale de l'évolution. L'idée des Synédrées comme étant dérivées des Naviculacées est des plus invraisemblables et n'a aucun fait à l'appui.

Jusqu'ici nous n'avons considéré que les types de formation des auxospores purement asexuels. Passons main-

(1) G. Karsten, *Die Diat. d. Kieler Bucht.* p. 178.

tenant à la deuxième classe, caractérisée par la présence de phénomènes sexuels qui l'accompagnent. Cette classe présente aussi plusieurs types, dont le plus primitif et l'originaire est celui que j'appellerai type III.

Type III : Deux cellules mères se divisent en deux cellules sœurs qui copulent réciproquement pour former deux auxospores (Type II de Karsten).

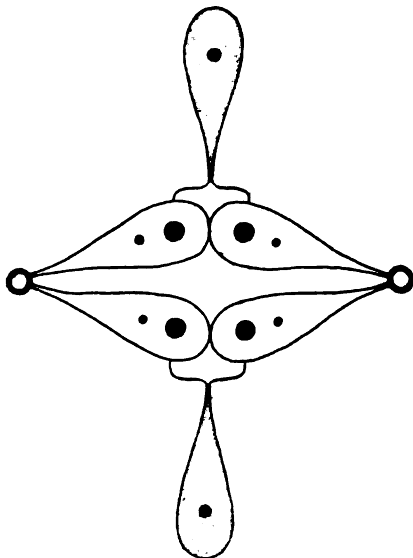


Fig. 10. — Type III.

C'est le type des Raphidées et de Nitzschiées.

Ici deux cellules mères se juxtaposent (fig. 11); elles diffèrent parfois sous certains rapports, comme par exemple chez *Achnanthes longipes* et *Brebissonia Bœckii* où l'un des individus (à présumer le mâle) se détache du pédoncule tandis que l'autre (l'individu femelle) reste attaché; chaque individu mère donne naissance à deux cellules sœurs (fig. 12). A cette période nous avons le type II dupliqué (Voy. fig. 7); puis chaque nucléus se divise en deux (fig. 13) (1), c'est le type II *a* dupliqué (Voy. fig. 9). Enfin chaque moitié ou chaque cellule sœur copule avec la cellule sœur de l'individu opposé en formant une auxospore (fig. 10), — c'est le type III.

Ainsi, pendant la formation des auxospores de ce type, nous avons toute une série de stades qui, sous une forme

(1) Dans cette figure, ainsi que dans la figure 10 et toutes les suivantes, les deux cellules mères représentées par des cercles devraient rester juxtaposées comme sur la figure 12, ce qui est impossible à représenter en dessinant ces figures schématiques sur un seul plan, celui du papier, seule méthode de les rendre simples et compréhensibles. Le lecteur devra donc avoir en vue que les cercles ne sont en réalité pas séparés, mais juxtaposés.

un peu simplifiée, reproduisent un à un tous les types consécutifs par lesquels cet acte a passé dans les âges pour arriver au type III; en d'autres termes, nous avons ici une sorte d'ontogenèse répétant la phylogenèse. En effet, en comparant le type III avec le type précédent, on voit bien que le premier n'est que le résultat de la copulation de deux exemplaires du type II, comme la comparaison des figures 10 et 13 avec la figure 9 le démontre clairement; chacune des moitiés droite et gauche des premières correspondent exactement à la figure 9 qui représente le type II *a*, et avant la division du nucléus les deux moitiés

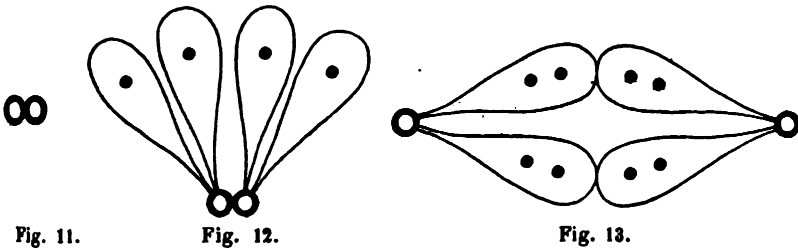


Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13.

Formation des auxospores d'après le type III.

Fig. 11. Deux Diatomées juxtaposées. — Fig. 12. Contenu de la cellule divisé en deux = type II. — Fig. 13. Nucléus divisés en deux = type II *a*.

(fig. 12) sont identiques avec le type précédent II (fig. 7). Cette coïncidence du développement individuel avec l'évotion des types me paraît être aussi une indication sérieuse, que la manière dont je me représente cette évolution est la vraie.

Et maintenant que nous connaissons les trois types principaux de la formation des auxospores, il nous sera facile de voir qu'il existe un passage graduel depuis le type I (fig. 1), en passant par les types II (fig. 7), II *a* (fig. 9), pour arriver jusqu'au type III (fig. 10). Toutes les formes intermédiaires sont représentées dans une série ininterrompue; il ne manque aucun chaînon.

J'insiste un peu sur ce fait, car il se pourrait qu'on veuille chercher d'autres formes intermédiaires, des commence-

ments de sexualité, des premières étapes. Selon moi, ce serait. peine perdue ; le seul pas préparatoire est celui du type II *a*, où le nucléus se divise en deux; une fois ce pas accompli, il ne reste plus que de procéder à la copulation de deux individus sans autres préambules. Les deux cellules du type II *a* peuvent chacune former une auxospore et donner ainsi naissance à deux générations de Diatomées; ou bien elles peuvent copuler avec les deux cellules d'un autre individu de la même espèce; elles peuvent copuler ou ne pas copuler, mais il ne saurait exister un état troisième, intermédiaire entre ces deux états. Le chercher est donc une chose inutile. On peut tirer un coup de fusil ou ne pas le tirer, mais il n'y a pas d'acte intermédiaire. De même pour la copulation. C'est pourquoi je crois qu'entre le type II *a* et le type III il ne peut y avoir de forme intermédiaire et qu'il me paraît certain que tous les types entre I et III ont été trouvés. Et cela en majeure partie grâce aux excellentes recherches de Karsten.

C'est à lui que nous devons de voir clair dans cet ordre de phénomènes, car sans l'aide des faits nombreux et bien constatés qu'il nous a donnés il me serait impossible d'arriver aux conclusions développées plus haut.

Du type III *a* s'est directement développé le type suivant.

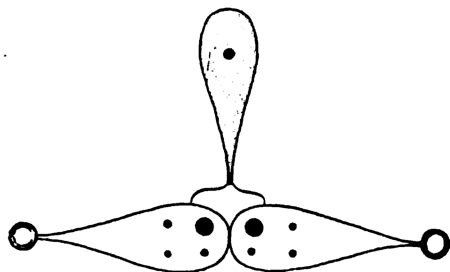


Fig. 14. — Type IV, *Surirella* et probablement *Auricula*. — *a*, auxospore.

Type IV : Deux cellules se juxtaposent, leur contenu se fusionne pour former une seule auxospore (type III de Karsten). — Ce qui caractérise ce type, c'est le fait important, découvert aussi par M. Karsten (1), que le nucléus

(1) G. Karsten, *Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura* (Flora oder Allgemeine bot. Zeitung, 1900, vol. LXXXVII, n° 3, p. 256).

de chaque cellule qui entre en copulation se divise en quatre dont trois disparaissent et les deux restant se fusionnent pour former le nucléus de l'auxospore. Cette double division du nucléus est une preuve évidente que le type IV n'est qu'une modification simplifiée du type III. En effet, si l'on compare les figures 14 et 10, on peut voir que les deux moitiés droite et gauche sont dans les deux cas homologues, car dans l'un comme dans l'autre type nous y voyons quatre nucléus, avec cette seule différence que dans le type III les deux paires de nucléus sont situées dans deux cellules séparées, tandis qu'ici elles occupent la même cellule, qui néanmoins représente deux cellules partiellement divisées. Qu'on suppose les deux cellules sœurs du côté droit ou gauche de la figure 10 fusionnées et l'on obtiendra le type IV, de même qu'en supposant la cellule droite ou gauche de la figure 14 complètement divisée, le plasma y compris, nous obtenons le type III. Quant au fait que dans le type IV il n'existe qu'une seule auxospore, cette différence n'est pas essentielle, car ce fait n'est que la conséquence logique et inévitable du fait que la division des cellules copulantes est incomplète.

Jusqu'ici j'étais forcé tout le temps de critiquer la manière de voir de M. Karsten et de prendre une position diamétralement opposée à celle qu'occupait cet auteur. Je suis heureux, dans ce cas, de pouvoir enfin me ranger complètement du côté de l'éminent auteur allemand. C'est lui qui a fait ces découvertes extrêmement importantes et c'est lui aussi qui les a interprétées d'une manière tout à fait correcte.

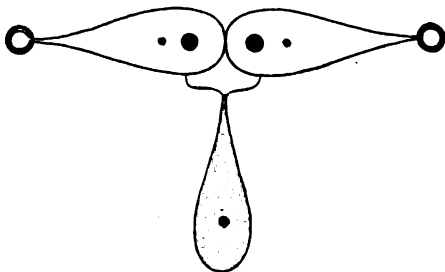


Fig. 15 — Sous-type IV *a* : *Cocconeis.*

C'est aussi lui qui a découvert et bien interprété une

variation très intéressantedu type IV, qui caractérise les Cocconeis et que nous appellerons IV *a* (fig. 15). Cette variation, si on ne l'observe que superficiellement, ne diffère en rien du type même, car ici aussi deux cellules fusionnent leur contenu pour former une seule auxospore, mais comme M. Karsten l'a montré (1), la manière dont se comporte le nucléus est toute différente. Celui-ci au lieu de se diviser deux fois, comme dans le type, ne se divise qu'une seule fois, de sorte qu'au lieu de quatre nucléus chaque cellule n'en contient que deux, dont un disparaît. Que nous ayons là une nouvelle réduction du type III, c'est ce qui ne peut être mis en doute; l'explication suivante le rendra plus évident. Dans le type III (fig. 10), nous avons les trois phases consécutives suivantes :

1re Phase : le nucléus originaire se divise en deux.

2e Phase : la cellule se divise en deux.

3e Phase : chaque nucléus se divise de nouveau en deux.

Dans le type IV, la deuxième phase a disparu; dans le sous-type IV *a*, ce sont les deux phases deux et trois qui ont disparu. Cette variation est donc une forme dégénérée du type IV, qui de son côté représente un état dégénéré du type III; de sorte que le sous-type peut également être considéré comme un état dégénéré du type III, seulement à un degré plus grand que le type, ce qui concorde avec le fait que les Cocconeis sont eux-mêmes des formes dégénérées. Or s'il en est ainsi, il devient nécessaire d'admettre que les ancêtres des Cocconeis avaient des auxospores formées d'après le type IV, ce qui nous amène à la conclusion intéressante que ce type doit exister parmi les Monoplacatæ. C'est peut-être dans le genre Anomœoneis qu'il faut le chercher.

La dégénération ou simplification du type IV ne s'est pas arrêtée à la variation IV *a*, elle est allée plus loin encore et a produit dans le Cymatopleura un type si différent

(1) G. Karsten, *Die Auxosporenbild. d. Gatt. Coccon.*, *Sur. u. Cymat.*, *loc. cit.*, p. 253.

des autres qu'il me paraît nécessaire d'en former un type à part, qui sera le type V.

Type V : Dans ce type, deux cellules mères se juxtaposent, mais leur contenu ne se fusionne pas, et chaque cellule forme une auxospore sans qu'il y ait division du nucléus (fig. 16) (1).

Ici ce sont toutes les trois phases 1, 2 et 3 du type III qui ont disparu, et même l'acte de copulation n'existe plus, ne s'étant conservé que sous forme d'une juxtaposition. C'est déjà un procédé presque asexuel. Et je crois que la raison que M. Karsten invoque pour expliquer cette réduction de la sexualité est très vraisemblable : les Cymatopleura, comme je l'ai observé aussi, sont constamment recouverts de matières étrangères, en grande partie probablement organiques, dont ils se nourrissent ; ces conditions, qui en font des plantes en quelque sorte saprophytes, ont eu pour résultat de réduire les phénomènes sexuels jusqu'à leur disparition presque complète. C'est, en effet, un fait connu que la vie saprophyte ou parasitaire exerce sur les organes et fonctions sexuels des plantes une influence destructive (2).

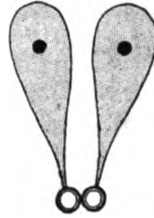


Fig. 16. — Type V, *Cymatopleura*.

Enfin, chez certaines espèces du genre Nitzschia (*N. palea*, *N. paradoxa*), cette dégénérescence de la sexualité atteint son maximum, car chez elles il n'y a pas même juxtaposition de deux individus comme dans le genre Cymatopleura, mais chaque individu forme une seule auxospore tout à fait comme dans le type I. La figure schématique d'une auxospore du *Nitzschia palea* correspondrait donc exactement à la moitié de la figure 16 et ne différerait en rien de la figure représentant le type I (fig. 1, p. 228). Et c'est aussi à l'influence de cette même cause, nutrition sapro-

(1) G. Karsten, *loc. cit.*, p. 268.
(2) M. Möbius, *Parasitismus und sexuelle Reproduction im Pflanzenreiche* (Biologisches Centralblatt XX, n° 17, 1900 ; cité d'après Karsten).

phyte, que M. Karsten attribue la disparition complète de la sexualité chez ces Nitzschiées; car dans ce genre aussi nous retrouvons une forte tendance des Diatomées à devenir saprophytes, ce qui va de pair avec le fait que c'est dans ce groupe que nous rencontrons le plus souvent des formes totalement incolores.

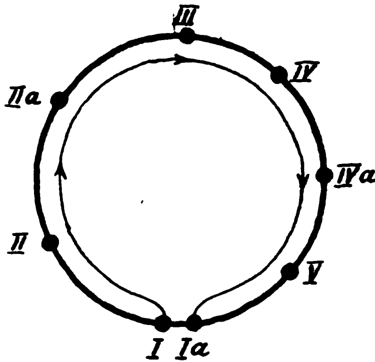
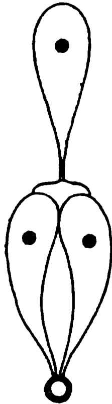


Fig. 17.

C'est ainsi qu'en commençant par les Mélosirées et en finissant par le *Nitzschia palea*, nous avons un cycle continu et ininterrompu de formes (fig. 17) liées par toutes les transitions possibles, tantôt graduellement ascendant vers la sexualité (I, II, II *a*, III), tantôt plus graduellement encore descendant vers un type entièrement dépourvu de toute trace de sexualité (III, IV, IV *a*, V, I *a*).


Fig. 18. — *Achnanthidium subsessile*, d'après Karsten (2).

Il me reste à mentionner un type tout à fait particulier, trouvé aussi par Karsten (1), qui ne saurait être rattaché à aucun autre et devra former par conséquent un type à part, le type VI, représenté par *Achnanthidium subsessile* (fig. 18). Il est caractérisé par ce fait extrêmement curieux qu'un seul individu prend part à la formation de l'auxospore, et que néanmoins il y a copulation; le fait est que la cellule mère se divise en deux cellules sœurs, et celles-ci copulent pour former l'auxospore. Il y a ici copulation, par conséquent sexualité, et en même temps tous ces phénomènes s'accomplissent dans les limites d'un seul individu; c'est

(1) G. Karsten, *Die Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 179.

(2) L'observation de M. Karsten concernant le mode de formation des auxo-

donc un cas d'hermaphroditisme. Le fait qu'il n'existe rien de pareil dans aucune autre Diatomée, que ce type ne peut être rattaché par aucune forme intermédiaire aux autres types et ne peut en être dérivé théoriquement, enfin, que dans les autres espèces du même genre, le procédé de formation des auxospores est tout à fait différent (type III), tout cela élève certains doutes sur l'exactitude de l'observation. De nouvelles recherches sont donc nécessaires pour confirmer ce fait par trop isolé.

Quant au *Stauronella constricta*, dont la formation des auxospores présente aussi des particularités très étranges, cette forme, comme M. Karsten l'admet lui-même, n'est pas suffisamment étudiée pour qu'il soit nécessaire de s'y arrêter.

Voici donc, pour résumer, la classification naturelle des auxospores, d'après leur mode de formation :

Classe I : Auxospores asexuelles se formant sans copulation et d'un seul individu...........	*Diatomaceæ Immobiles.*
Type I. — Une auxospore se formant d'une seule cellule mère (type IV de Karsten).....	*Anaraphidées.*
a. *Sous-type Ia*, même que le précédent, mais dérivé du type sexuel............	*Nitzschia paradoxa*, *N. palea.*
Type II. — Deux auxospores se formant d'une seule cellule mère (type I de Karsten)......	*Bacilloïdées* (*Rhabdonema arcuatum*, *Licmophora*) (1).
a. *Sous-type II a*, nucléus se divisant temporairement en deux..................	*Synedra affinis.*
b. *Sous-type II b*, l'une des auxospores réduite au seul nucléus.................	*Rhabdonema adriaticum.*

spores chez *Achnanthidium subsessile* est basée sur une erreur, comme cela ressort des recherches très circonstanciées d'un auteur russe, le professeur L. Reinhard, faites il y a déjà longtemps, dont M. Karsten n'a pas eu connaissance. Les recherches de M. L. Reinhard ont montré que les auxospores se forment chez cette espèce de la même manière que chez *Achnanthidium brevipes*, c'est-à-dire d'après le type III (*Bulletin de la Société des Naturalistes de la Nouvelle-Russie*, 1885, vol. IX).

(1) Les auxospores du genre Licmophora ont été observées par L. Reinhard. J'ai aussi eu l'occasion de les observer récemment chez une espèce et je puis confirmer en tous points les observations de M. Reinhard.

Classe II : Auxospores sexuelles formées par la copulation de deux cellules....................	*Diatomaceæ Mobiles.*
Type III. — Deux cellules mères se divisent en deux cellules sœurs, chaque moitié copulant avec la moitié de l'autre individu en formant deux auxospores (type II de Karsten).......	*Raphidées, Nitzschiées.*
Type IV. — Deux cellules forment une auxospore....................................	*Surirella, Auricula, Eunotia, Cocconeis.*
Le nucléus des cellules mères se divise en quatre (type III de Karsten).......	*Surirella.*
a. *Sous-type IV a,* le nucléus des cellules mères se divise en deux...............	*Cocconeis.*
Type V. — Deux cellules se juxtaposent mais ne copulent pas, produisant deux auxospores (sexualité réduite)........................	*Cymatopleura.*

Tels sont les faits concernant les auxospores. Voyons maintenant les conclusions qu'on peut en tirer au point de vue des affinités et de la généalogie des Diatomées.

Le premier fait qui se dégage de l'étude des auxospores et de leur mode de formation, c'est que tous les différents types peuvent être réduits à deux types ou classes principaux, qui sont nettement tranchés : le type asexuel sans copulation, et le type sexuel avec copulation en comprenant dans ce dernier tous les cas où la sexualité est plus ou moins réduite et effacée (*Cymatopleura*) ou même complètement disparue (*Nitzschia paradoxa*, *N. palea*); ces derniers présentent des cas d'asexualité secondaire, dérivés du type sexuel et qu'on ne saurait par conséquent confondre avec les types asexuels primaires.

Or, s'il en est ainsi, nous avons là un excellent caractère systématique qui peut servir de base à la division des Diatomées en deux groupes. Que ce caractère est excellent, qu'il peut et même doit servir de base à une classification, est démontré par la science de la Botanique entière : partout, dans tous les groupes du règne végétal, une classification basée sur les phénomènes sexuels est toujours la meilleure, la plus sûre et la plus naturelle. Et puisque nous avons ici un excellent caractère d'ordre sexuel, prenons-le pour base et divisons les Diatomées en deux groupes : 1° Diatomées

asexuelles, et 2° Diatomées sexuelles. Or, si nous agissons ainsi et que nous examinions les formes qui appartiennent soit à l'un, soit à l'autre de ces deux groupes, nous remarquerons, à notre grand étonnement (et j'ajouterai à ma grande satisfaction), que le premier groupe des Diatomées asexuelles ne renferme que des Diatomées Anaraphidées et Bacilloïdées (1), c'est-à-dire exclusivement des Diatomées Immobiles, tandis que le deuxième groupe des Diatomées sexuelles est aussi exclusivement composé des Raphidées et Carinatæ, c'est-à-dire des Diatomées Mobiles. *Toutes les Diatomées Immobiles sont asexuelles* (2). *Toutes les Diatomées Mobiles sont sexuelles ou l'ont été*. En divisant donc les Diatomées en asexuelles et sexuelles, on les divise en même temps en immobiles et mobiles. Peut-on désirer une meilleure preuve que le système de classification que j'ai proposé il n'y a pas longtemps est le seul vrai, le seul naturel. Même la subdivision en quatre groupes : Anaraphideæ, Bacilloïdeæ, Carinatæ et Raphideæ, se trouve assez bien confirmée par les auxospores, car en laissant les détails de côté, on peut dire que les Anaraphidées ont un type à part propre à elles seules, et qui ne se rencontre pas ailleurs (type I), les Bacilloïdées en ont un autre qui leur est spécial aussi (type II), les Raphidées et Nitzchiées un troisième (type III) et les Surirellées, ainsi que le genre Auricula dont elles dérivent, un quatrième (type IV).

Mais une autre conséquence bien plus importante encore ressort de l'étude des faits que nous présentent les auxo-

(1) Voy. pour ces termes ma note : *Sur la classification des Diatomées*, in *Scripta Botanica* (Saint-Pétersbourg, 1901, fasc. XVIII).

(2) La seule exception qui paraît contredire cette conclusion est celle que présente *Eunotia pectinalis*, chez lequel les auxospores, comme l'a montré W. Smith, se forment d'après le type IV, c'est-à-dire par voie sexuelle. Mais cette contradiction n'est pas réelle; car, comme le prouvent mes observations ainsi que celles de T. C. Palmer (*Observations on errant frustules of Eunotia major*, in *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1898), *Eunotia* est une forme mobile possédant un raphé et par conséquent ce genre n'appartient pas aux Fragilarioïdées, mais doit être placé dans le groupe des Diatomées Mobiles.

spores : ces faits confirment en tout point mes théories sur l'évolution des Diatomées, ne les contredisant sur aucun point.

Pour le montrer, il est évidemment nécessaire d'exposer ces théories, ce qui sera difficile à faire en peu de mots.

Dans un ouvrage volumineux sur l'organisation et les affinités des Diatomées que je viens de terminer, je développerai tout un système de théories très élaboré sur l'évolution et la généalogie des Diatomées qui, au moment où je les écrivais, étaient basées uniquement sur la structure extérieure et intérieure des Diatomées. Dans ce système, les faits concernant les auxospores ont été entièrement laissés hors de vue et cela parce que tels qu'ils étaient présentés par les auteurs, ils ne me paraissaient jeter aucune lumière sur la question. Ce n'est qu'après avoir complètement terminé cette partie de mon ouvrage que je me suis mis à étudier de plus près tout ce qui a été publié concernant la formation des auxospores, et c'est alors que les idées développées dans cet article me sont venues à l'esprit. J'ai vu alors qu'en donnant une nouvelle interprétation aux faits concernant les auxospores, ceux-ci se trouvaient être en accord complet avec les théories sur l'évolution des Diatomées auxquelles j'étais conduit par un ordre de faits tout à fait différent.

Pour faire ressortir cet accord, il est donc nécessaire d'exposer ici, ne fut-ce que très brièvement, l'ordre d'évolution des Diatomées. La place ne permettant pas d'entrer dans l'examen des faits qui servent de base à cette théorie, l'exposé aura nécessairement un caractère purement dogmatique.

Comme les plus primitives parmi les Diatomées existantes, je considère les Mélosirées. Mais celles-ci sont elles-mêmes déjà trop spécialisées pour avoir pu donner origine aux Diatomées bilatérales. J'admets donc une forme hypothétique plus primitive encore, qu'on pourrait nommer *Urococcus*, qui d'un côté a donné naissance aux Mélosirées et

par celles-ci plus tard aux Biddulphiées et Discoïdées, d'un autre côté aux formes bilatérales primitives. La cause de l'origine de ces deux lignes d'évolution doit être attribuée au fait que dans un cas les frustules de l'*Urococcus* étaient disposés le long de leur axe pervalvaire (fig. 19), dans l'autre ils se touchèrent par leur bord équatorial (fig. 20). Se touchant par deux points opposés, les valves n'étaient plus soumises à des conditions uniformes de tous les côtés et une bilatéralité en fut une conséquence nécessaire. C'est ainsi que se formèrent les *Fragilaria* en zigzag, puis les *Synedra*, *Raphoneis*, etc.; de ceux-ci se développèrent les Tabellarioïdées par une extension de la zone qui pour devenir plus solide a formé des *septa*. L'ancêtre commun de ces dernières, que j'appelle *Copuloneis*, a donné naissance à la première forme mobile — le *Protoneis mobilis* à zone complexe — héritage du *Copuloneis*. Certains faits font supposer que ce *Protoneis* a été d'une taille extrêmement petite, si petite qu'un seule granule pouvait y trouver place. C'est ce granule qui deviendra la plaque unique des Archaïdées (1), — groupe primitif des Diatomées mobiles auquel *Protoneis* a donné naissance, lui ayant transmis la plaque unique et la zone complexe. Cette plaque s'est développée dans trois directions.

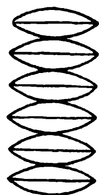

Fig. 19.


Fig. 20.

Première direction : elle s'est conservée comme plaque unique en produisant les *Monoplacatæ* (1).

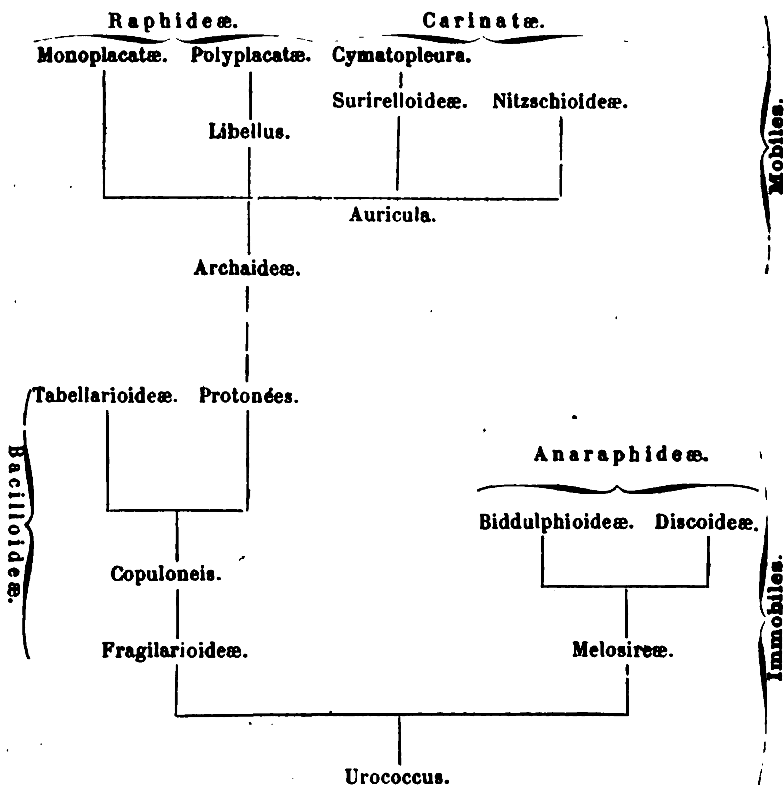
Deuxième direction : elle s'est pliée soit sous forme d'un **U**, soit sous forme d'un **N**, s'est déchirée au point de plissement et a donné naissance dans le premier cas aux

(1) Pour l'explication de ces termes nouveaux : Archaïdées, Monoplacatæ, Polyplacatæ, etc. voy. mon article : « Les types de l'Endochrome chez les Diatomées » dans *Scripta Botanica* (Saint-Pétersoburg, 1903, fasc. XX).

Surirellées par l'intermédiaire de l'Archaïdée *Auricula* (1), dans le deuxième aux *Diplacatæ* par l'intermédiaire du genre *Libellus*. Des *Diplacatæ* sont sorties les branches latérales : *Tetraplacatæ* et *Pleurotropideæ*.

Troisième direction : la plaque s'est divisée transversalement en deux en donnant naissance aux Nitzschiées.

L'arbre généalogique simplifié et très abrégé des Diatomées pourra donc être représenté comme suit :



Tel est l'arbre généalogique des Diatomées, fruit de longues méditations, et dans la construction duquel un

(1) C. Mereschkowsky, *Loi de translation des stades chez les Diatomées* (Journal de Botanique. Paris, 1903).

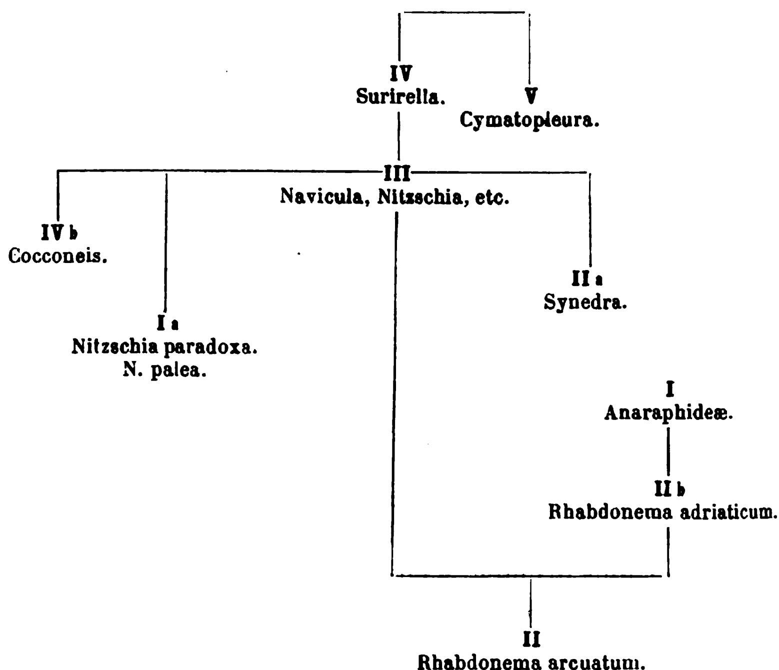
nombre de faits très considérable a été pris en considération.

Il nous importe maintenant de savoir si les faits relatifs aux auxospores sont conformes à l'évolution des Diatomées, telle que nous venons de l'établir, ou non.

Il est facile de montrer que ces faits non seulement ne contredisent en rien mes théories généalogiques, mais au contraire qu'ils sont en harmonie parfaite avec celles-ci, les confirmant parfois jusque dans les détails. Seulement, il ne faut pas prendre pour type primitif des auxospores le type que M. Karsten considère comme tel, et il faut admettre un ordre d'évolution des types sensiblement différent, allant souvent même jusqu'à l'inverse de celui que M. Karsten a cru pouvoir adopter. Si l'on accepte ma classification des auxospores et ma théorie de leur évolution, tout devient clair, simple et naturel; si on la rejette, tout devient confus, et on est amené alors à des théories telles qu'un *Rhabdonema* donnant naissance aux *Coscinodiscus*, des *Navicula* se transformant en *Synedra*, etc. Aucune de ces théories extrêmement invraisemblables ne sont nécessitées par ma manière de voir, qui, au contraire, dispose les Diatomées dans un ordre naturel tel qu'elles ont dû prendre dans le cours de leur évolution : du simple au complexe, chaque groupe à sa place.

Pour mieux faire ressortir cette différence entre les théories de M. Karsten et les miennes et les conséquences généalogiques auxquelles elles nous amènent, nous allons disposer les différents types des auxospores sous forme de deux arbres généalogiques, l'un conforme aux idées de M. Karsten, l'autre en concordance avec les miennes.

D'après M. Karsten, l'arbre généalogique représentant l'évolution des types des auxospores aurait l'aspect suivant :



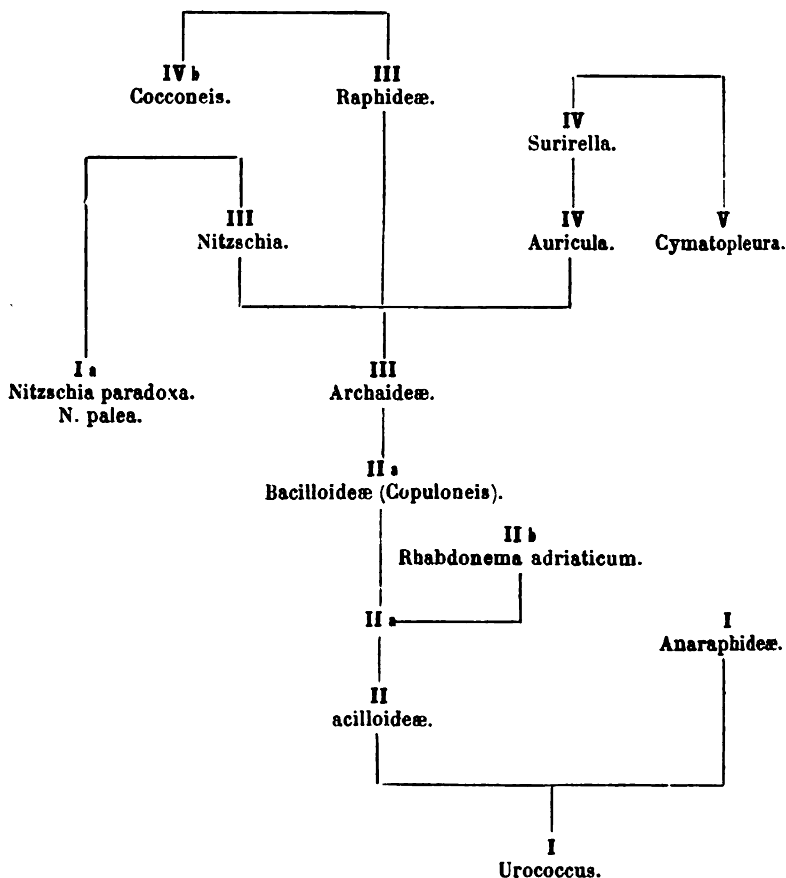
Cet arbre est une conséquence logique de la classification des auxospores adoptée par M. Karsten et les conclusions en découlent nécessairement. Mais voyez où elles nous conduisent : *Rhabdonema* la forme ancestrale de toutes les Diatomées (1)! Mais d'où vient elle, elle-même? C'est déjà une forme très spécialisée, hautement organisée, comme le sont toutes les Tabellarioïdées, très compliquée dans sa structure extérieure et pas du tout très simple non plus pour ce qui concerne l'organisation intérieure. A moins de supposer qu'elle nous ait été apportée par quelque météore des espaces célestes, il faut expliquer comment un pareil organisme a pris naissance; or, comment le faire lorsque, dans tout le règne végétal, il n'existe rien qui soit tant

(1) « Es erscheinen daher die Fabellarieen als die dem Ausgangspunkte der ganzen Diatomeen-Reihe am nächsten stehenden, als *die ältesten* der lebenden Diatomeen ». — G. Karsten, *Die Diatomeen der Kieler Bucht*, p. 166.

soit peu semblable à lui ? Et puis, les Anaraphidées tirant origine d'un *Rhabdonema !* Peut-on s'imaginer un *Rhabdonema* se transformant graduellement en un *Coscinodicus* ou en un *Melosira*? Pour ma part, cela me paraît simplement une impossibilité. Mais ce n'est pas tout : on admettra que les Fragilariées sont plus simplement organisées que les Tabellarioïdées ; or, d'après cette théorie, ces organismes plus simples seraient dérivés de formes plus compliquées, — c'est l'évolution à rebours. Enfin les *Synedra*, qui sont si peu distincts des *Fragilaria* que parfois on ne sait vraiment pas dans lequel des deux genres une forme doit être rapportée (*Synedra minuta*, par exemple), lui, aurait une origine toute différente et d'où viendrait-il? Des Naviculacées ! Et si l'on admettait que les *Fragilaria* étaient autrefois des Diatomées Mobiles aussi, alors l'évolution à rebours deviendrait plus prononcée encore.

Ce sont ces conclusions, bien logiques cependant et tout à fait inévitables, auxquelles la classification et la théorie de l'évolution des auxospores de M. Karsten nous amènent, qui sont la meilleure preuve que ces théories sont erronées. D'après les fruits tu le connaîtras, nous dit l'Écriture : or les fruits démontrent que l'arbre n'est pas bon.

Un arbre généalogique des auxospores construit, au contraire, d'après mes idées aurait l'aspect suivant :



Que nous montre cet arbre? Il nous montre que l'ordre d'évolution des auxospores est en tout point parallèle à celui des Diatomées, que les deux arbres, celui qui représente l'évolution des auxospores et celui qui représente l'évolution des Diatomées, coïncident d'une manière parfaite. Les Anaraphidées et le type I sont au bas de l'échelle; le type II et le sous-type II *a* avec les Bacilloïdées, auxquelles ils appartiennent, servent de trait d'union aux Diatomées supérieures — les Raphidées et Nitzschiées, avec leur type III. Pas un seul fait concernant les auxospores ne contredit mes théories sur la généalogie des Diatomées, et

bon nombre les confirment quelquefois jusque dans les détails. Voyez par exemple *Cymatopleura*, avec son type V, dériver du *Surirella* et surtout remarquez ce fait des plus remarquables et dont la découverte m'a procuré beaucoup de joie, que le genre *Auricula*, duquel je fais dériver les Surirellées, appartient au même type IV que ces dernières. Peut-on désirer une confirmation plus éclatante de ma théorie de l'origine des Surirellées du genre *Auricula*, que j'ai développée dans un ouvrage antérieur (1) ?

La seule objection qui pourrait être faite, c'est que le type II *a* (celui du *Synedra affinis*) dérive dans ce tableau du type II, représenté par *Rhabdonema*, tandis que dans le tableau généalogique des Diatomées les *Rhabdonema*, comme toutes les Tabellarioïdées, dérivent des Fragilarioïdées, auxquelles les *Synedra* appartiennent aussi. Mais cette contradiction pourrait n'être qu'apparente. En effet, nous ne connaissons la formation des auxospores chez les Bacilloïdées que dans cinq espèces, deux *Rhabdonema*, deux *Licmophora* et un *Synedra*; il est donc fort possible et cela me paraît même très probable que lorsqu'un nombre plus considérable de Bacilloïdées aura été étudié, il sera démontré que le type II *a* est beaucoup plus répandu chez les Tabellarioïdées que chez les Fragilarioïdées ; c'est probablement par pur hasard que la seule espèce de ces dernières qui a été étudiée appartient précisément au type II *a*, tandis qu'en réalité la majorité des Fragilarioïdées sera probable-

(1) C. Mereschkowsky, *Loi de translation des stades chez les Diatomées* (Journal de Botanique. Paris, 1903).

Il est vrai que nous ne connaissons pas la manière dont se comporte le nucléus dans le genre Auricula, mais je ne crois pas qu'on puisse douter qu'il se divise ici en quatre, exactement comme dans le genre Surirella. Tout l'indique.

Les personnes peu familières avec la systématique des Diatomées pourraient encore voir une objection à cette théorie dans le fait que la liste des espèces connues sous le rapport de leurs auxospores donnée par Karsten (*Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 184) renferme deux Auricula, dont l'un (*A. hyalina*), est placé dans le type III (d'après Karsten dans le type II); ceci est cependant simplement une erreur de détermination, car cette Diatomée n'est pas un Auricula, mais appartient au genre Amphora.

ment caractérisée par le type II pur et simple. Que le type I de certaines Nitzschiées n'est pas le type I primaire des Anaraphidées, mais représente une forme dégénérée, dérivée d'un type sexuel, c'est ce qui a déjà été expliqué plus haut.

Ainsi, de même que les résultats tout à fait invraisemblables et impossibles à admettre auxquels l'arbre généalogique de M. Karsten nous amène sont une preuve que sa théorie des auxospores est en partie du moins incorrecte, de même la coïncidence parfaite de mon arbre avec la généalogie des Diatomées, si naturelle et si vraisemblable, à laquelle un tout autre ordre de faits m'a conduit, est une évidence que la classification et l'évolution des auxospores que j'ai proposées ici sont vraies. Et si elles sont vraies, mon arbre généalogique des Diatomées l'est aussi, car les deux arbres se soutiennent et se supportent, au fait ils se confondent. Les résultats auxquels nous amènent les faits concernant la structure des Diatomées et les résultats auxquels on arrive par l'étude des auxospores sont les mêmes. Or, lorsqu'on arrive par deux voies différentes au même résultat, c'est toujours une preuve certaine que ce résultat est la vérité !

29 mars 1902.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR

LES BORRAGINÉES

Par HENRI JODIN.

INTRODUCTION

L'étude de la famille des Borraginées a fait l'objet de nombreuses recherches et par suite de nombreux mémoires. Un grand nombre d'entre eux ont trait à la distribution géographique des représentants de cette famille ; d'autres, rédigés à un point de vue absolument descriptif s'occupent de l'inflorescence, de la fleur, des poils épidermiques, en un mot de tout ce qui attire l'attention au premier abord. Enfin dans quelques-uns, sont exposés certains points d'anatomie comparée chez les Gamopétales où il n'est question des Borraginées que d'une manière incidente et par suite d'une façon fort incomplète.

J'ai donc été amené à étudier exclusivement dans ce travail l'appareil végétatif des Borraginées en insistant d'une façon toute particulière sur le système vasculaire. J'ai borné mes recherches aux espèces européennes, toutefois j'ai cru devoir comprendre comme faisant partie de notre Flore le genre *Amsinkia.* Ce dernier, importé d'Amérique se rencontre assez fréquemment sur les dunes de notre littoral de l'Océan ou de la Manche, notamment aux environs de Dunkerque. Pour mettre en évidence d'une façon certaine

les différences qui peuvent exister entre les représentants de cette famille, j'ai rassemblé le plus grand nombre possible d'échantillons par des semis faits en pleine terre au laboratoire de Fontainebleau. On sait avec quelle facilité la structure se modifie suivant les différents milieux. Il m'a donc été possible de comparer des échantillons développés dans les mêmes conditions, c'est-à-dire comparables au point de vue morphologique et anatomique.

Je me suis écarté dans la division de ce travail, de la division classique des différentes parties de l'appareil végétatif. C'est ainsi que le premier paragraphe du chapitre premier est consacré à la morphologie externe de la partie souterraine de l'appareil végétatif. De même j'ai étudié dans un même paragraphe la structure du rhizome, de la tige et du pétiole m'appuyant sur l'opinion de plus en plus admise qui considère la tige comme une concrescence de pétioles.

J'ai donc divisé ce travail de la façon suivante :

HISTORIQUE

C'est en 1851 qu'il est question pour la première fois de la structure des Borraginées, dans un long mémoire de Crüger (1). L'auteur y signale quelques anomalies particulières au *Tournefortia hirsutissima*.

Vingt-cinq ans plus tard, Strasburger (2) publie son travail sur les stomates, travail qui, d'ailleurs, est repris par Vesque (3) en 1885 à propos d'une étude sur l'anatomie de la feuille des Gamopétales. Ces deux auteurs tentent de déterminer une structure type de stomate pour chaque famille. Ils n'y réussissent guère pour la famille des Borraginées.

Les recherches de Strasburger avaient attiré l'attention sur l'épiderme et ses dépendances. Aussi les mémoires sur ce sujet se font peu attendre. Rauter (4) et Delbrouck (5) s'occupent successivement de cette question. Peu de temps après, K. Richter (6) démontre qu'on ne peut assimiler aux cystolithes les poils des Borraginées. Son opinion est vivement combattue par Chareyre (7) qui admet qu'un certain nombre de types de Borraginées sont manifestement pourvus de vrais cystolithes (*Heliotropium europæum*) et que d'autres portent des formations calcaires qui s'en rapprochent beaucoup. Enfin Schmidt (8) et Kohl (9) apportent quelques observations complémentaires sur cette question, en comparant les poils des Borraginées le premier à ceux des Moracées, des Urticacées et des Cucurbitacées, et le second à ceux des Labiées. Grâce à tous ces travaux, ce

(1) Crüger, *Botanische Zeitung*, 1851, p. 468.
(2) Strasbürger, *Stomates* (Pringsheim Jahrbücher, t. V, 1866-67, p. 323).
(3) Vesque, *Gamopétales* (Ann. Sc. nat., série 7, t. I, 1885, p. 296).
(4) Rauter, *Denskschr. Wiener Akad.*, 1871, p. 22-23.
(5) Delbrouck, *Hanstein Bot. Abh.*, t. II, 1875, p. 39.
(6) K. Richter, *Sitzber. Wiener Akad.*, 1877.
(7) Chareyre, *Thèse de Doctorat*, 1884.
(8) C. Schmidt, *Diss.* Fribourg, 1888, p. 53-61.
(9) Kohl, *Bot. Centralblatt*, 1889, 1, p. 2-3.

sujet est actuellement fort bien connu. Je ne suivrai pas ces auteurs dans cette voie, préférant passer rapidement sur cette question pour m'étendre davantage sur la partie purement anatomique de ce travail.

Les travaux de morphologie interne ayant trait à la structure des Borraginées sont moins nombreux. Nous citerons en premier lieu le mémoire de Vesque (1), où cet auteur décrit le liber interne comme existant normalement dans la tige des Borraginées. Il en affirme l'existence dans les genres *Borrago*, *Nonnea* et *Symphytum*. Des coupes faites dans des échantillons d'herbier m'avaient primitivement laissé dans le doute à ce sujet; mais, plus tard, l'examen d'un très grand nombre d'échantillons frais provenant de diverses localités ne m'a jamais permis de confirmer cette affirmation. Nous admettrons donc dans le courant de ce travail que, ce que Vesque décrit comme du liber interne n'est autre chose que du tissu périmédullaire fortement épaissi avec des éléments de bois primaire écrasés et atrophiés.

L'année suivante, Möller (2) publie son mémoire sur l'anatomie générale du bois. Il y passe pour ainsi dire sous silence les Borraginées, ne consacrant que quelques mots au genre *Cordia*.

Un peu plus tard paraît le travail de Lohrer (3) sur la racine. Nous citerons également quelques travaux sur la feuille, ceux de Schibler (4) et de Petit (5). Ce dernier, dans deux mémoires successifs s'occupe particulièrement du pétiole ; il y décrit la forme de quelques faisceaux dans le pétiole de plusieurs genres.

Nous citerons enfin les travaux de Schlepegrell (6),

(1) Vesque, *Ann. Sc. nat.*, série 6, t. II, 1875, p. 141.
(2) Möller, *Denkschr. Wiener Akad.*, 1876, p. 353.
(3) Lohrer, *Wigand, Bot. Hefte*, II, 1887, p. 35.
(4) Schibler, *Diss.* Berne, 1887.
(5) Petit, *Mém. Soc. phys. et nat. de Bordeaux*, série 3, t. III, 1887; *Act. Soc. Linn. de Bordeaux*, t. XLIII, 1889.
(6) Schlepegrell, *Bot. Centralblatt*, 1892, I.

Gürke (1), Schenk (2), Herbst (3), Virchow (4) et Solereder (5). Dans tous ces travaux nous trouvons des comparaisons anatomiques entre les différentes familles. Mais comme leurs prédécesseurs, tous ces auteurs insistent fort peu sur les Borraginées, et quand ils les font intervenir, ils n'en étudient la plupart du temps que les types exotiques que je laisse systématiquement de côté. De la sorte, ils ne nous fournissent que des renseignements très généraux sur les espèces qui font l'objet de ce travail.

(1) Gürke, *Naturl. Pflanzenfam.*, IV, 3, 1893.
(2) Schenk, *Anat. der Lianen*, 1893.
(3) Herbst, *Bot. Centralblatt*, 1894, I.
(4) Virchow, *Arch. d. Pharm.*, 1896.
(5) Solereder, *Anat. d. Dicotyl*, 1899.

CHAPITRE PREMIER

§ 1. — Racine et rhizome : Morphologie externe.

Au début de cette étude, nous pouvons, d'après leurs caractères biologiques, diviser les Borraginées en deux grands groupes dont nous étudierons successivement les particularités. Dans le premier, nous rangerons toutes les espèces de Borraginées annuelles ; dans le second, nous rangerons toutes les espèces vivaces : ce dernier groupe comprendra, bien entendu, les espèces à racines vivaces, les espèces à rhizomes, et enfin les espèces ligneuses. Nous allons passer en revue chacun de ces deux groupes.

a) *Espèces annuelles.*

Les espèces annuelles ont presque toutes des racines pivotantes ; en effet, si nous exceptons les espèces qui vivent dans les terrains marécageux, ou tout au moins humides, comme certains *Myosotis*, par exemple, et qui, par suite, ont un chevelu de racines peu profondément situé dans le sol, nous avons une série de genres dont les représentants ont une ou plusieurs racines pivotantes qui peuvent atteindre, et même dépasser la hauteur de la partie aérienne de la plante. C'est ce que nous observons dans les genres *Lycopsis*, *Borrago*, *Cerinthe*, *Omphalodes*, *Amsinkia*, etc.

b) *Espèces vivaces.*

Dans ce deuxième groupe, viennent prendre place les genres *Echium*, *Anchusa*, *Alkanna*, *Symphytum*, *Cynoglossum*. Ici encore, nous pouvons constater, à peu de différences près, la présence des mêmes caractères que dans le groupe précédent : l'allongement de la racine principale est considérable, l'accroissement en diamètre a lieu également dans de fortes proportions, attendu qu'il dure parfois pendant plusieurs années consécutives.

Grâce à leur longueur, les racines de ces espèces peuvent atteindre les régions du sol où l'humidité ne fait presque jamais défaut; grâce au fonctionnement prolongé de l'assise génératrice externe, elles se constituent à leur partie périphérique une gaine protectrice très épaisse de formations secondaires qui leur donne une grande force de résistance à la sécheresse. Ces conditions expliquent pourquoi ces différentes espèces vivent impunément au milieu des terrains les plus secs, en résistant aux plus fortes chaleurs.

Il y a une autre région à considérer dans la partie souterraine de ces plantes : c'est celle qui fait suite à la racine, et avec laquelle la tige aérienne, au sortir de terre, est en continuité. Cette région n'est plus la racine, car elle porte des débris de feuilles ; on ne peut guère lui donner le nom de rhizome, ce n'est que la portion basilaire et souterraine d'une tige aérienne. Il est bon, cependant, d'en noter l'existence parce qu'elle survit d'une année à l'autre, et c'est elle qui pendant quelques années produit à l'automne une rosette de feuilles. A l'aisselle de ces feuilles sont des bourgeons dont quelques-uns, l'année suivante, donnent des tiges florifères.

Chez d'autres, l'organe de conservation d'une année à l'autre se différencie davantage, et il se produit alors de

véritables rhizomes. C'est ce que nous observons, par exemple, dans le genre *Pulmonaria*. Dans cet exemple, le rhizome est rampant, souvent assez sinueux, long en moyenne de 6 à 10 centimètres. On y remarque sur toute la surface de petites écailles qui sont les restes des pétioles de feuilles flétries, et à l'aisselle desquelles se trouvent de petits bourgeons latéraux. Ce rhizome possède, à son extrémité une petite rosette de feuilles, au milieu desquelles se trouve le bourgeon terminal. C'est ce bourgeon qui, en se développant au printemps prochain, donnera naissance à une tige florifère. La croissance du rhizome est extrêmement lente et la conséquence immédiate de cette lenteur est le rapprochement des insertions des feuilles, qui se développent toutes très près les unes des autres; remarquons en passant que ces feuilles sont longuement pétiolées. De place en place, partent du rhizome des racines adventives qui ont toutes à peu près la même forme : elles sont longues, d'un diamètre constant sur presque toute leur longueur, et présentent quelques radicelles extrêmement fines. Sur un rhizome d'un certain âge, les plus anciennes sont déjà d'un brun presque noir, alors que les plus jeunes sont entièrement blanches; leur ordre d'apparition est le suivant : les premières qui se forment naissent à l'extrémité inférieure du rhizome, et les plus jeunes se développent en des points de plus en plus élevés, c'est-à-dire de plus en plus rapprochés du bourgeon terminal. La direction de ces racines n'est pas indifférente; celles qui apparaissent les premières s'enfoncent verticalement dans le sol, elles sont entièrement destinées à fixer et à nourrir la plante; les plus élevées, au contraire, qui naissent quand les racines inférieures sont bien développées, se dirigent horizontalement dans le sol. Sur ces dernières se développent très fréquemment de petits bourgeons qui, par leur développement, donnent naissance à un jeune rhizome, pourvu rapidement lui-même de feuilles et de racines adventives (Pl. V, fig. 2).

Parmi toutes les Borraginées vivaces, c'est le *Symphytum tuberosum* (Pl. V, fig. 1) qui présente les organes de réserve les plus différenciés. Chez cette plante, le rhizome est à peu près cylindrique, mais il est muni régulièrement, sur son pourtour, de huit à dix éminences en forme de mamelons, toutes semblables comme taille et comme forme, les unes aux autres; sa région terminale est conique, garnie de quelques écailles qui ne sont pas des restes de feuilles, mais des feuilles tout entières, différenciées; c'est le bourgeon terminal. Au printemps, le bourgeon terminal se développe en tige aérienne et florifère; en même temps, chaque mamelon latéral se développe de façon à former chacun un nouveau rhizome, qui acquiert bientôt les dimensions du rhizome primitif. Les racines adventives sont beaucoup plus nombreuses et beaucoup plus fines que celles du genre *Pulmonaria*. Leur ensemble constitue un chevelu assez serré et peu abondant.

§ 2. — Racine : Morphologie interne.

La structure anatomique de la racine des Borraginées est extrêmement simple, et, si l'on peut, dans certains groupes, noter quelques différences de détail, on est néanmoins frappé de l'homogénéité qui ressort de l'étude des différents genres.

a) *Structure primaire.*

1° *Type binaire.* — Dans cette catégorie se trouvent les racines de presque toutes les Borraginées. Presque toutes, en effet, ont une structure primaire à deux faisceaux; seuls les genres *Pulmonaria* et *Omphalodes* peuvent en présenter un plus grand nombre.

Prenons comme type l'*Anchusa italica*, et faisons des coupes de racine quand la plante est âgée d'environ trois semaines. Une coupe du pivot nous montre que l'épaisseur de l'écorce est d'environ les trois quarts du diamètre total

de la racine; si maintenant, après avoir coupé la racine, nous faisons des coupes dans les radicelles, nous constatons que le diamètre du cylindre central diminue peu, l'écorce, au contraire, a une épaisseur de plus en plus faible; dans les plus fines radicelles, cette épaisseur n'est plus que des deux tiers du diamètre total de la coupe (fig. 1).

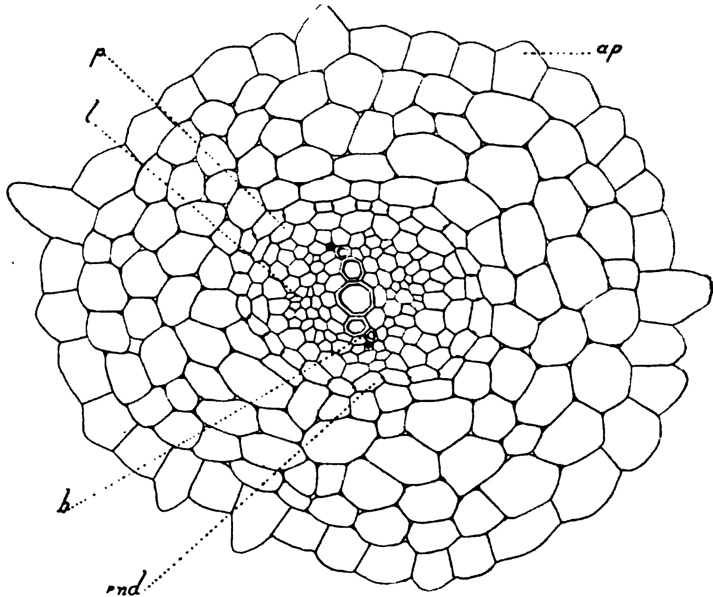


Fig. 1. — *Anchusa italica.* Coupe de radicelle. — *ap*, assise pilifère; *b*, bois primaire; *end*, endoderme; *l*, liber primaire; *p*, péricycle.

Examinons, à présent, la structure et les rapports des différents tissus.

Écorce. — L'assise de cellules la plus externe, l'assise pilifère (*ap*, fig. 1), est formée de petites cellules, beaucoup plus petites que celles de la région sous-jacente, à parois plus épaisses, et généralement plus longues dans le sens radical que dans le sens tangentiel; le rapport entre la largeur et la longueur est en moyenne dans la proportion de 1 à 2. L'assise sous-jacente ne présente pas encore les caractères qui lui mériteront plus tard le nom d'assise

79e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. XVII. Nos 5 et 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — Nos 5 et 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Mai 1903.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

subéreuse ; entre ses cellules et celles de l'assise pilifère, il n'y a pas de méats. Le reste du parenchyme cortical est formé de cellules de très grande taille, arrondies, laissant entre elles de petits méats qui, en coupe, ont sensiblement une forme triangulaire ou quadrangulaire. Ces cellules sont disposées en assises à peu près régulières, au nombre de huit à dix, et alternant les unes avec les autres ; toutefois, cette alternance semble devenir beaucoup moins régulière, lorsqu'on arrive au niveau des deux ou trois assises les plus internes, que l'on voit tantôt dans le prolongement des cellules de l'endoderme, tantôt alternant avec elles. Cet endoderme (*end*, fig. 1) est constitué par une assise de cellules différant légèrement des précédentes, elles ont leurs parois un peu épaissies et sont régulièrement unies les unes aux autres par leurs cloisons radicales.

Cylindre central. — Le péricycle (*p*, fig. 1) est formé de cellules beaucoup plus petites que celles de l'endoderme, et présentant de nombreux cloisonnements radiaux, indice d'une division très active dans le sens tangentiel. Contre ce péricycle sont adossés les faisceaux de bois et de liber. La structure du cylindre central est binaire. Les deux faisceaux du bois sont en général formés de quatre vaisseaux à section polygonale (*b*, fig. 1), et se rejoignent au centre de la racine. De chaque côté sont les faisceaux libériens (*l*, fig. 1), séparés de la lame ligneuse centrale par une mince bande de tissu conjonctif.

De ce type général de structure primaire s'écartent peu les autres genres que nous pouvons étudier. Ce qui peut différer d'un genre à l'autre, ce sont les épaisseurs relatives de l'écorce et du cylindre central ; ainsi, par exemple, dans l'*Amsinkia angustifolia*, l'écorce atteint sensiblement une épaisseur quadruple de celle du cylindre central.

Les radicelles présentent la même structure générale que la racine principale : elles sont également construites sur le type binaire.

Un terme de passage entre le type précédent et le type

de racine à plusieurs faisceaux nous est fourni par les racines adventives du *Symphytum tuberosum* (fig. 2).

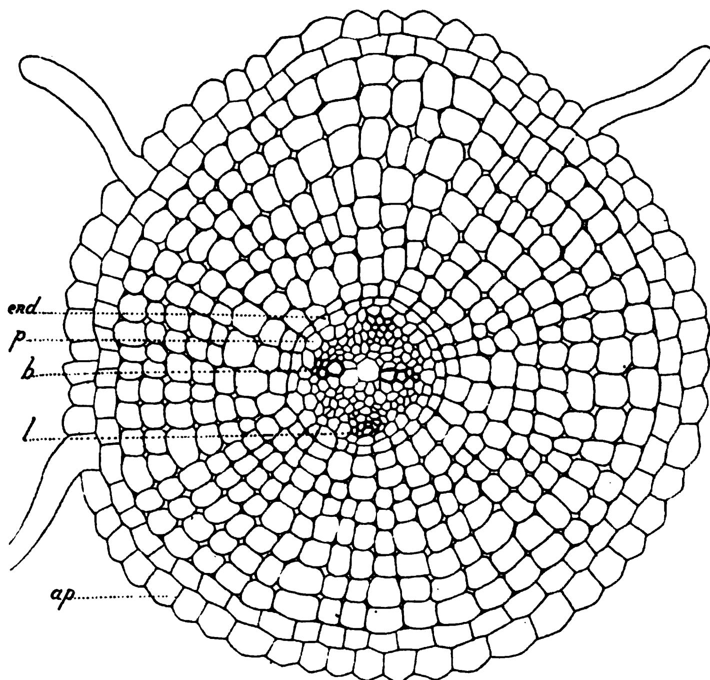


Fig. 2. — *Symphytum tuberosum*. Coupe de racine adventive de rhizome. — *ap*, assise pilifère; *b*, bois primaire; *l*, liber primaire; *p*, péricycle; *end*, endoderme.

Dans cette espèce, l'assise pilifère et l'assise de cellules sous-jacente ont absolument tous les caractères que nous avons décrits chez l'espèce que nous avons prise pour type.

Mais la zone que l'on décrit communément sous le nom de zone corticale externe de la racine fait ici complètement défaut. Elle est remplacée par la zone corticale interne, dont il est facile de voir l'orientation des cellules, suivant des assises concentriques et des séries radiales.

Les deux faisceaux ligneux (*b*, fig. 2), composés de quatre à cinq vaisseaux à section polygonale ne se touchent pas par leur extrémité centrale. Cependant, on peut voir les

cellules du parenchyme cellulosique occupant l'intervalle entre ces deux faisceaux se différencier assez rapidement et arriver à former deux ou trois vaisseaux de métaxylème qui réunissent les deux faisceaux ligneux primitifs.

2° *Type de structure à plus de deux faisceaux.* — Les racines adventives de certains rhizomes (*Pulmonaria*, *Omphalodes verna*) présentent certaines particularités dont la principale est la variabilité et l'inconstance dans le nombre des faisceaux.

Les racines adventives des rhizomes de *Pulmonaria* (fig. 3) ont un nombre de faisceaux assez variable ; ce nombre est d'ailleurs en général en rapport avec le diamètre de la racine. Chez les racines de petit calibre, le nombre des faisceaux peut descendre à trois et même quelquefois à deux ; chez celles qui sont mieux développées, il est le plus fréquemment de cinq, six ou sept faisceaux.

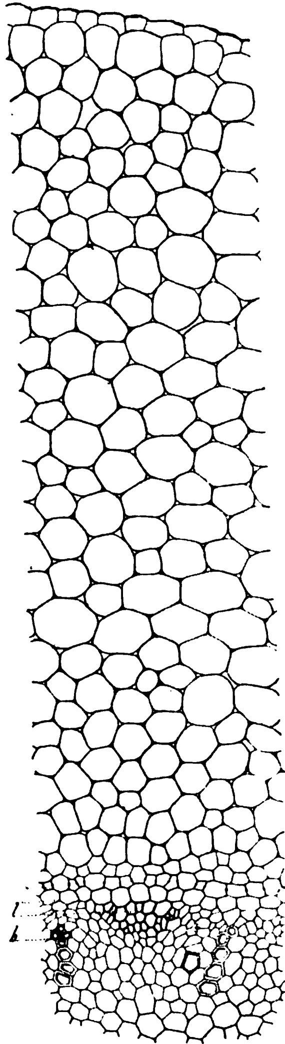


Fig. 3. — *Pulmonaria officinalis.* Coupe de racine adventive du rhizome. — *p*, péricycle ; *end*, endoderme ; *b*, bois primaire ; *l*, liber primaire.

L'écorce est extrêmement parenchymateuse. Elle a une épaisseur considérable, relativement au diamètre du cylindre central ; les cellules dont elle est formée, disposées en assises assez régulières, sont toutes de grande dimension. Elles sont arrondies, et laissent entre elles de nombreux méats

dont les uns sont triangulaires et les autres quadrangulaires. Les assises les plus internes sont formées de cellules un peu plus petites, les méats intercellulaires sont de plus petites dimensions et finissent même par disparaître complètement au niveau de l'endoderme (*end*, fig. 3) ; les cellules de ce dernier sont sensiblement polyédriques. Les cellules du péricycle (*p*, fig. 3) sont tout à fait analogues à celles de l'endoderme. Elles sont en général régulières en dehors de chacun des faisceaux libériens. Dans l'intervalle de ces derniers, c'est-à-dire en dehors de chaque faisceau ligneux, le péricyle se cloisonne de très bonne heure dans le sens tangentiel en deux ou trois assises de petites cellules, à la plus interne desquelles le faisceau se trouve alors accolé par sa pointe.

Chaque faisceau ligneux primaire (*b*, fig. 3) a une structure fort simple ; il comprend en moyenne trois à quatre vaisseaux à section polygonale, et de calibre assez petit. Ces vaisseaux sont toujours disposés en une seule file, régulière.

La moelle est toujours bien développée. Elle comprend des cellules plus petites à la périphérie qu'au centre, et dont la dimension moyenne est inférieure à celles de l'écorce. Elles sont toutes polyédriques et ne sont séparées, par conséquent, les unes des autres par aucun méat.

Les racines adventives du rhizome d'*Omphalodes verna* présentent à peu près les mêmes caractères que celles de *Pulmonaria officinalis*. Toutefois, il existe entre elles quelques différences de détail. L'écorce présente en général une épaisseur moins considérable, dans le genre *Omphalodes*, tout en étant formée d'éléments à peu près semblables. Dans le cylindre central il n'existe qu'un nombre de faisceaux assez peu élevé, trois ou quatre, en moyenne. Les vaisseaux du bois se déforment assez rapidement, sous l'influence de la pression exercée par le parenchyme qui les entoure, leurs parois deviennent rapidement irrégulières ; certains vaisseaux même, en raison de la

pression qu'ils subissent de toutes parts s'obturent complètement. Le parenchyme médullaire est très régulier ; les cellules qui le constituent sont toutes à peu près de la même dimension.

En résumé, les racines à plusieurs faisceaux diffèrent des racines à structure binaire par l'épaisseur de l'écorce qui est plus grande, par celle de la moelle qui est beaucoup plus développée et enfin par la dimension des vaisseaux du bois qui sont de calibre plus petit.

b) *Structure secondaire.*

Les formations secondaires, et particulièrement les formations secondaires internes apparaissent en général d'assez bonne heure dans la racine des Borraginées. Si par exemple nous prenons une plantule dont le bourgeon terminal commence à se développer pour donner naissance à l'axe épicotylé et si, à ce moment, nous faisons une coupe de racine, nous voyons que la structure n'est plus purement primaire, et que de nouveaux éléments vasculaires représentés par du métaxylème et du bois secondaire, se développent par suite de la différenciation des jeunes tissus.

En général, il n'y a pas de différences fondamentales entre les genres, au point de vue de la formation des tissus secondaires, ainsi qu'au point de vue de leur structure ; mais il est à remarquer que chaque genre présente un type un peu différent de celui des genres voisins.

Nous allons choisir comme type de description le genre *Borrago*. Nous ferons ensuite l'étude de chaque tissu en particulier, en insistant sur les variations qu'il peut offrir d'un genre à l'autre.

Borrago officinalis (Pl. VI, fig. 1).

L'assise génératrice externe se forme dans le péricycle et donne naissance à des formations subéro-phellodermiques

très peu épaisses qui exfolient l'écorce d'assez bonne heure.

Le liber primaire se distingue toujours assez facilement au-dessous des formations secondaires externes ; quant au liber secondaire, très développé dans la jeune racine, il occupe relativement une place beaucoup moins considérable dans la racine âgée. Il est toujours facile d'en suivre les files de cellules disposées très régulièrement dans le sens radial.

Les faisceaux ligneux primaires (*b*, fig. 1, Pl.VI) sont toujours nettement visibles. Ils sont toujours séparés par quelques vaisseaux de métaxylème, dont l'apparition, nous l'avons vu, a lieu de très bonne heure. De part et d'autre de cette file de vaisseaux se trouvent quelques vaisseaux parfois déformés qui sont encore du métaxylème (*m b*). Ils sont d'assez gros calibre et de forme cylindrique. Ces vaisseaux sont séparés les uns des autres par du parenchyme cellulosique. Ce parenchyme cellulosique assez régulier autour du bois primaire devient très irrégulier autour du métaxylème ; pourtant, il fait partie des premières formations secondaires, et par conséquent, les cellules de ce parenchyme devraient être disposées par files radiales régulières. Or, au lieu d'affecter cette disposition, elles sont orientées suivant des assises sinueuses, chaque cellule étant extrêmement allongée soit radialement, soit tangentiellement. Que conclure de toutes ces irrégularités de forme ou de disposition de ces éléments secondaires ? Pour cela, il suffit d'étudier le développement de ces éléments.

Dans une coupe de racine très jeune, l'assise génératrice se montre formée, suivant la description classique, de deux sortes d'arcs générateurs, les uns convexes extraligneux, les autres concaves, intralibériens. La régularisation se fait très rapidement, et au bout de peu de temps elle est circulaire ; elle ne s'en tient pas là : sous l'influence de causes qui nous échappent elle prend bientôt une forme ovale, les deux pôles correspondant aux deux faisceaux libériens primaires. Les formations secondaires qui ont déjà apparu

depuis quelque temps continuent leur développement, et, sur une coupe de racine plus âgée, on retrouve l'assise génératrice avec une forme circulaire qu'elle ne quittera plus désormais, dans des conditions normales. Ces variations de forme de l'assise génératrice, contemporaines du développement des premiers tissus secondaires et de leur déformation sont un indice sérieux qu'il existe à un certain moment dans la racine des pressions d'intensité différente et s'exerçant en différents sens, comme le prouvent à la fois le degré d'aplatissement de certaines cellules et l'orientation de cet aplatissement.

Au moment de l'apparition des formations secondaires, on voit se développer une demi-douzaine de files de bois secondaire, séparées par du parenchyme cellulosique et rayonnant, pour ainsi dire autour du métaxylème. En même temps que s'irrégularisent les éléments parenchymateux, les files de vaisseaux se segmentent, et les nouveaux vaisseaux se développent sans ordre. Il en résulte que la partie centrale de la racine est constituée par un parenchyme cellulosique dans lequel se trouvent situés sans régularité des vaisseaux assez peu nombreux, et quelques fibres. Dès lors, la différenciation des tissus qui apparaissent ensuite devient beaucoup plus active et le nombre des vaisseaux qui se développent est plus considérable. De cette façon se forme un anneau de tissu dans lequel les vaisseaux du bois sont beaucoup plus abondants et séparés par du parenchyme différencié en sclérenchyme. En certains points de cet anneau, rares, d'ailleurs, la sclérification peut être tardive, ou même n'avoir pas lieu, au point de laisser subsister un ou plusieurs petits rayons parenchymateux cellulosiques.

En résumé, la racine présente dans le genre *Borrago* les caractères suivants :

1° Assise subéro-phellodermique précoce et peu active, d'origine péricyclique ;

2° Liber secondaire en anneau formé de cellules en séries radiales ;

3° Bois, composé de bois primaire et métaxylème entourés de vaisseaux secondaires; ces derniers sont disséminés sans ordre dans un parenchyme sclérifié à la périphérie.

STRUCTURE COMPARÉE DE LA RACINE CHEZ LES DIFFÉRENTS GENRES

Nous allons maintenant passer en revue les différents tissus de la racine, en notant, pour chacun d'eux, les différences que l'on peut rencontrer chez certains genres.

Formations secondaires externes. — L'assise génératrice externe se forme toujours aux dépens du péricycle. Elle apparaît toujours de bonne heure, un peu après la différenciation des premiers vaisseaux secondaires.

Dans la majorité des genres, son fonctionnement est presque nul; on trouve en général de une à trois assises de cellules dans le liège, de une à trois assises dans le phelloderme. Dans l'*Alkanna tinctoria*, il se forme une couche assez épaisse de liège qui ne tarde pas à s'exfolier et du phelloderme d'aspect normal. Au bout de quelque temps, l'assise cesse de fonctionner; à ce moment même, une assise de cellules du phelloderme devient génératrice à son tour, exfolie de la sorte une partie de ce phelloderme et en reforme d'autre vers l'intérieur. Le même phénomène peut se reproduire un certain nombre de fois et provoquer l'apparition de véritables rhytidomes.

Notons, dans le genre *Echium* l'épaisseur un peu plus grande du liège et du phelloderme. Ceux-ci forment une zone solide autour de la racine, et résistent aux pressions qui causent des éclatements si considérables dans le tissu libérien de cette plante.

Enfin, un seul genre se distingue par l'apparition très tardive, souvent même par l'absence de ses formations secondaires externes, c'est le genre *Pulmonaria*.

Dans les conditions normales, l'écorce conserve la même épaisseur relative; et, même lorsque les formations secon-

daires internes sont très développées, les formations externes n'apparaissent pas toujours. D'ailleurs l'écorce de la racine de Pulmonaire, relativement épaisse, sert à emmagasiner une certaine quantité de réserves.

Liber. — La région externe du liber est occupée par le liber primaire toujours facile à observer. On voit en effet, au milieu d'un parenchyme à grandes cellules, un certain nombre de tubes criblés qui ont été aplatis par la croissance considérable de ces dernières. Le liber secondaire se présente sous forme d'un anneau plus ou moins épais. Très mince en effet dans les genres *Lithospermum*, *Cerinthe*, *Myosotis*, *Echinospermum*, il acquiert une épaisseur un peu plus grande dans les genres *Omphalodes*, *Anchusa* et devient très épais dans les genres *Nonnea*, *Lycopsis*, *Echium*, *Heliotropium*, *Alkanna*, *Cynoglossum*.

Il est facile, dans le liber secondaire, de distinguer deux zones : l'une externe, l'autre interne. La zone externe est essentiellement constituée de grandes cellules disposées en séries radiales dont la régularité diminue à mesure que l'on se rapproche de la périphérie. La zone interne comprend, au milieu des éléments jeunes, les tubes criblés.

La zone externe présente, dans le genre *Heliotropium* (fig. 4), un aspect un peu particulier. Elle est constituée par des cellules de forme à peu près ovale (*ls*), à grand axe tangentiel, très lâchement unies les unes aux autres, et laissant entre elles de nombreuses lacunes. Ces cellules qui primitivement environnaient les tubes criblés du liber primaire se sont très fortement accrues, se sont même divisées, altérant ainsi la régularité des files radiales. D'ailleurs cette régularité subsiste plus ou moins suivant les régions ; à distance des vieux tubes criblés, les cellules sont situées dans le prolongement des files d'éléments libériens les plus jeunes ; au voisinage de ces tubes, elles sont disposées en files, rayonnant plus ou moins régulièrement autour de chacun d'eux comme centre.

Nous pouvons remarquer, dans le genre *Echium*, des phé-

nomènes mécaniques de nature un peu différente. L'épaisseur du liber secondaire, avons-nous vu, est très considérable. Les cellules que l'on trouve à la périphérie ne se divisent plus, et leurs parois sont assez épaisses. Il en résulte que par suite de la pression venue du centre et de l'étirement tangentiel qui en est la conséquence, ce tissu devient le siège d'un certain nombre d'éclatements. Nous avons déjà remarqué que ceux-ci n'intéressent jamais les formations secondaires externes. Et alors, en coupe transversale, on voit la partie externe du liber creusée de lacunes qui ont commencé par être des fentes radiales, limitées extérieurement par les formations secondaires externes, et qui vont en diminuant de taille, de l'extérieur vers l'intérieur.

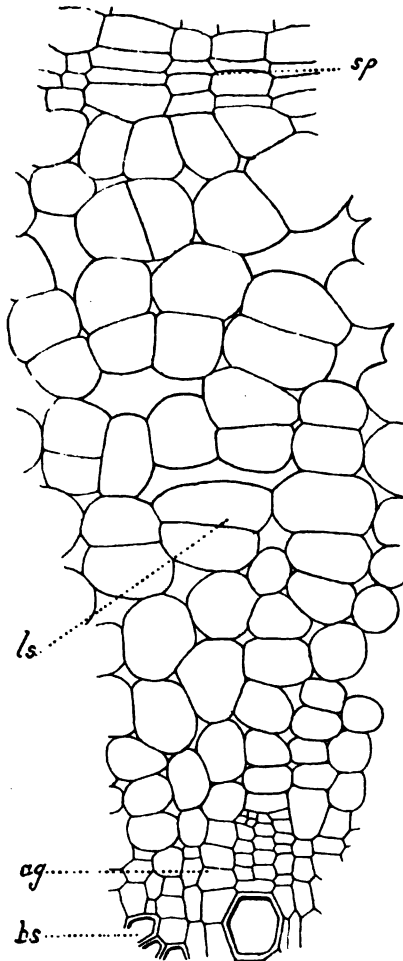


Fig. 4. — *Heliotropium curassavicum.* Formations libériennes dans une racine d'un an. — *bs*, bois secondaire; *ag*, assise génératrice; *ls*, liber secondaire; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

La zone interne du tissu libérien secondaire est très riche en tubes criblés. Dans le genre *Heliotropium*, ces derniers (fig. 4) sont répartis par petits groupes tout autour de l'assise génératrice. Ces petits groupes de tubes criblés très régulièrement disposés sont très nombreux. Ils sont sépa-

rés les uns des autres des rayons de parenchyme comprenant une ou deux files radiales de cellules.

Dans la généralité des cas, le nombre de ces petits îlots de tubes criblés est moins considérable.

Dans le genre *Lithospermum* (fig. 5), ces îlots ont une forme triangulaire ; les éléments y sont alignés par files qui sont orientées du sommet à la base du triangle, la base correspondant à l'assise génératrice interne. On trouve à peu près la même disposition dans les genres *Omphalodes* et *Anchusa*.

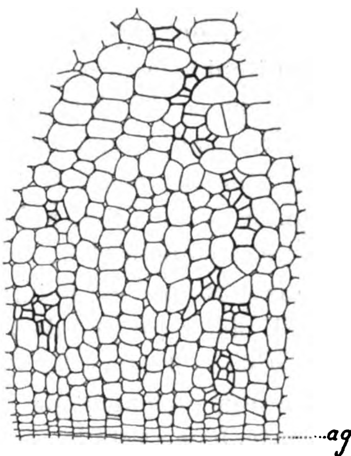


Fig. 5. — *Lithospermum officinale*. Fragment de l'anneau libérien de la racine. — *ag*, assise génératrice.

Chez le *Symphytum* (Pl. VI, fig. 2), les groupes de tubes criblés présentent à peu près le même aspect, mais ils sont beaucoup moins nombreux. Il est même à remarquer que dans ce genre les rayons de parenchyme libérien situés dans l'intervalle de ces derniers, sont en continuité directe avec le parenchyme du massif ligneux, au point de vue de l'orientation des files de cellules, et de la similitude de ces mêmes éléments. On ne remarque aucune solution de continuité entre ce qui appartient au bois et ce qui appartient au liber, on ne voit aucune trace d'assise génératrice; cette dernière n'existe en effet que suivant certains arcs qui séparent les îlots de tubes criblés des groupes de vaisseaux ligneux.

Bois. — Il est en général assez facile de reconnaître les différentes sortes de bois qui composent le massif ligneux, c'est-à-dire le bois primaire, le métaxylème et le bois secondaire.

1° *Bois primaire*. — Les faisceaux de bois primaire ne sont pas toujours réunis l'un à l'autre à l'extrémité d'une

vieille racine, comme ils le sont dans la racine d'une plantule; en outre, on remarque dans la généralité des cas que de nouveaux vaisseaux se sont développés dans l'intervalle, en plus ou moins grand nombre; ce sont les vaisseaux de métaxylème.

Si l'on considère les éléments de chacun des faisceaux primaires, on voit en général qu'ils sont assez déformés, ce qui tient à la pression qu'ont exercée sur eux les tissus voisins en se développant. Les plus petits des vaisseaux primaires sont même, la plupart du temps, complètement écrasés par les cellules voisines dont les parois semblent rayonner autour d'un point qui représente un vaisseau primaire complètement méconnaissable.

Dans certains cas, notamment dans le genre *Symphytum* (Pl. VI, fig. 2), la file de vaisseaux de métaxylème (*mb*) est discontinue, et alors les deux faisceaux sont séparés l'un de l'autre non seulement par du métaxylème, mais encore par du parenchyme cellulosique à grandes cellules.

Dans le genre *Lycopsis*, la moelle présente presque le même aspect que dans le cas précédent, à cela près qu'elle est beaucoup moins développée. Aux deux extrémités de la moelle on observe, comme dans le *Symphytum*, les deux faisceaux ligneux primaires, mais avec leurs parois fortement épaissies. Contre l'extrémité interne de chacun d'eux, un ou deux vaisseaux de métaxylème.

2° *Métaxylème*. — Le métaxylème est formé de vaisseaux généralement assez nombreux; certains d'entre eux, que nous venons d'observer, sont situés dans l'intervalle des deux faisceaux primaires; les autres sont situés latéralement, et se distinguent alors des vaisseaux secondaires par leur disposition irrégulière (*mb*, fig. 2, Pl. VI). Ils sont rangés par groupes très serrés, lorsque la sclérification du tissu intercalaire est totale (*Omphalodes*, *Lithospermum purpureo-cæruleum*). Lorsque, au contraire, cette dernière ne se produit pas, les vaisseaux de métaxylème sont disséminés dans un parenchyme cellulosique à grandes cellules,

ou groupés par petits îlots au milieu de ce parenchyme.

Dans le genre *Pulmonaria* (fig. 6), le métaxylème (*mb*) apparaît sous forme de files de vaisseaux, lesquelles se différencient par paire à partir de l'extrémité centrale de

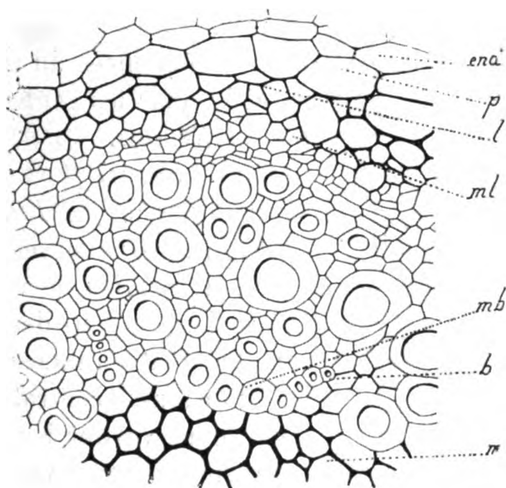


Fig. 6. — *Pulmonaria officinalis*. Structure secondaire de la racine. — *end*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *ml*, métaphloème; *mb*, métaxylème; *b*, bois primaire; *m*, moelle.

chaque faisceau ligneux. Les vaisseaux se différencient vers l'extérieur dans la direction de la face interne du faisceau libérien voisin.

Dans le genre *Lycopsis*, le métaxylème se présente de chaque côté sous l'aspect de deux files de cellules qui s'écartent en divergeant, sous un angle très ouvert, de l'extrémité centrale de chacun des faisceaux du bois primaire.

Nous allons rattacher à l'étude du métaxylème celle du parenchyme qui en entoure les éléments, et qui présente des aspects différents chez quelques genres. Ce parenchyme est sclérifié chez certains genres, comme nous l'avons vu plus haut, et se présente alors sous forme d'un amas de cellules très régulières, à parois régulièrement épaisses.

Dans le genre *Cynoglossum*, il est formé de cellules très

grandes, à parois cellulosiques minces. Ces cellules sont pour la plupart allongées dans une direction perpendiculaire au plan passant par les faisceaux ligneux primaires; certaines d'entre elles sont passablement déformées et on voit que toutes ont été le siège d'un étirement perpendiculaire au plan dont nous venons de parler.

Nous pouvons observer les conséquences du même phénomène dans les genres *Symphytum* et *Nonnea*.

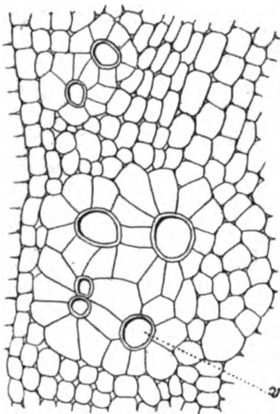


Fig. 7. — *Echium vulgare*. — Métaxylème de la racine et parenchyme qui l'entoure. — *v*, vaisseau de métaxylème.

Dans le genre *Echium* (fig. 7), ainsi que dans le *Lithospermum officinale*, les choses se compliquent. Au lieu de voir des cellules orientées dans des directions sensiblement parallèles, de chaque côté d'un massif central de métaxylème, nous voyons les cellules de ce même parenchyme orientées en étoiles, autour des vaisseaux de métaxylème (*v*, fig. 7), lesquels sont généralement isolés les uns des autres.

3° *Bois secondaire*. — Les vaisseaux du bois secondaire sont en nombre extrêmement variable suivant les différents genres, et disposés avec plus ou moins de régularité chez chacun d'eux.

Dans certains genres, notamment dans les genres *Pulmonaria* et *Amsinkia*, ils sont disposés assez peu régulièrement. Dans le genre *Pulmonaria*, l'anneau de bois secondaire (*bs*, fig. 6, 8) ne devient pas très épais et la moelle peut subsister pendant très longtemps. Les vaisseaux sont généralement isolés les uns des autres au milieu d'un parenchyme qui reste toujours cellulosique, et dont les éléments sont assez réguliers. Dans le genre *Amsinkia* (fig. 9), les vaisseaux sont également séparés par du parenchyme cellulosique très régulier. Ils sont plus nombreux au voisinage du

centre que vers la périphérie. A mesure que leur nombre

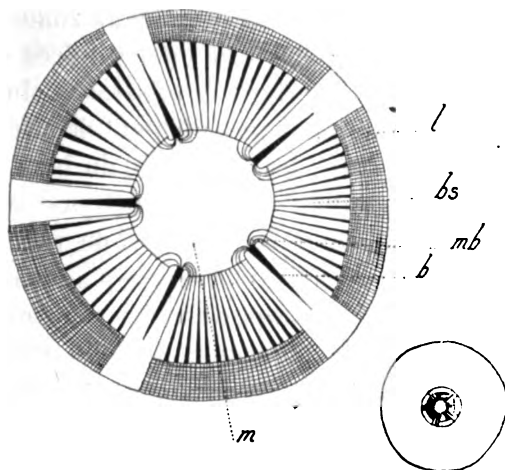


Fig. 8. — *Pulmonaria officinalis*. Schéma représentant les formations secondaires du liber et du bois. — *l*, liber; *bs*, bois secondaire; *mb*, métaxylème; *b*, bois primaire; *m*, moelle.

diminue, leur disposition radiale est un peu plus apparente,

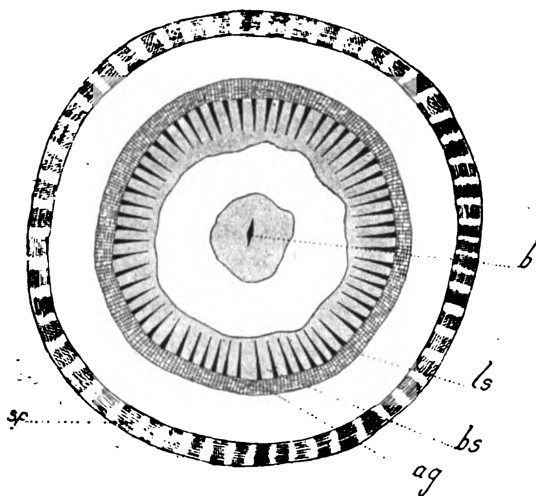


Fig. 9. — *Amsinkia angustifolia*. Schéma représentant la structure secondaire de la racine. — *b*, bois primaire; *bs*, bois secondaire; *ls*, liber secondaire; *ag*, assise génératrice; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

et en même temps, à peu près en son milieu, le tissu inter-

calaire se différencie presque sans transition en sclérenchyme. Il en résulte la formation de deux zones, une zone centrale à très gros vaisseaux, et où les fibres sont plutôt rares, et une zone périphérique à vaisseaux plus petits et moins nombreux, entourés complètement de sclérenchyme.

Dans le genre *Lycopsis*, les vaisseaux du bois secondaire sont disséminés au milieu d'un parenchyme cellulosique dont les éléments affectent la plus grande régularité. Ces vaisseaux sont disposés suivant plusieurs anneaux concentriques plus ou moins discontinus. On rencontre peu de fibres. Vers la partie périphérique du massif ligneux, les vaisseaux de bois deviennent beaucoup plus rares et le parenchyme qui les sépare est entièrement sclérifié.

Dans les genres *Cerinthe*, *Echinospermum*, *Omphalodes*, *Myosotis*, *Lithospermum*, les vaisseaux du bois secondaire sont orientés suivant des files assez régulières. Ces files sont toujours discontinues, interrompues çà et là par du sclérenchyme. Elles sont séparées par du parenchyme assez régulier, dont on voit assez nettement la disposition radiale, et qui est sclérifié complètement, dans les genres *Echinospermum*, *Omphalodes*, et dans le *Lithospermum arvense*. Ces bandes radiales de parenchyme sont incomplètement sclérifiées dans le genre *Cerinthe* (la partie centrale restant cellulosique) et restent cellulosiques chez le *Lithospermum officinale*, et dans le genre *Myosotis*.

Enfin, chez d'autres genres, les files de vaisseaux sont réunies entre elles, en plus ou moins grand nombre, et forment plusieurs massifs dont chacun sur une coupe transversale a, à peu près, la forme d'un secteur.

Ainsi, dans le genre *Heliotropium*, chaque secteur comprend deux et plus souvent une seule file de vaisseaux ligneux. Chaque secteur est séparé du suivant par un rayon étroit qui n'a en général que deux assises de cellules. Celles-ci ont leurs parois cellulosiques, mais il n'est pas rare de voir certaines d'entre elles sclérifier leurs parois. Quelquefois, dans un secteur, une file de vaisseaux se divise en

deux, trois ou quatre, vers la périphérie, et alors, le sclérenchyme du secteur donne naissance, dans sa portion externe, à deux, trois ou quatre petits secteurs de second ordre.

Dans le genre *Anchusa* (fig. 10), le massif vasculaire

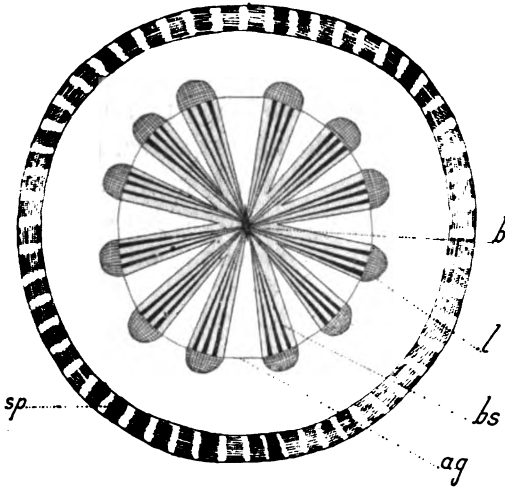


Fig. 10. — *Anchusa officinalis*. Schéma représentant la structure secondaire de la racine. — *b*, bois primaire; *l*, liber; *bs*, bois secondaire; *ag*, assise génératrice; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

ligneux est divisé en une dizaine de secteurs. Dans chacun d'eux, on distingue très nettement les vaisseaux de fort gros calibre et les fibres de très petit calibre, disposées en séries radiales très nettes. On voit souvent, comme dans le cas précédent, un secteur se diviser en secteurs de second ordre, au voisinage de la périphérie.

Dans le genre *Alkanna*, la division en secteurs est beaucoup moins nette. On peut cependant arriver à en compter de quatre à huit, séparés par des rayons de parenchyme qui, dans certains cas, sont très étroits, au point même de laisser deux secteurs voisins se confondre en partie, et dans d'autres cas sont très larges; il en est cependant deux qui sont généralement assez visibles, ce sont ceux qui sont situés dans le prolongement des faisceaux ligneux primaires.

Dans le genre *Nonnea*, le nombre des secteurs peut être assez considérable, et, en outre, la sclérification dans chacun d'eux est fort incomplète. Ils sont en outre très inégaux les uns par rapport aux autres, les uns n'admettant qu'une file radiale de vaisseaux, les autres pouvant en comprendre jusqu'à une dizaine.

Dans le genre *Echium*, les secteurs, au nombre d'une quinzaine environ, comprennent deux régions distinctes : l'une, centrale, avec des vaisseaux peu nombreux, séparés par du parenchyme cellulosique ; l'autre, périphérique, avec des vaisseaux très nombreux, dans un sclérenchyme bien développé. Les rayons qui séparent les secteurs sont généralement cellulosiques : cependant on peut voir certains d'entre eux se sclérifier.

Enfin, la racine de *Symphytum* (fig. 11) comprend un

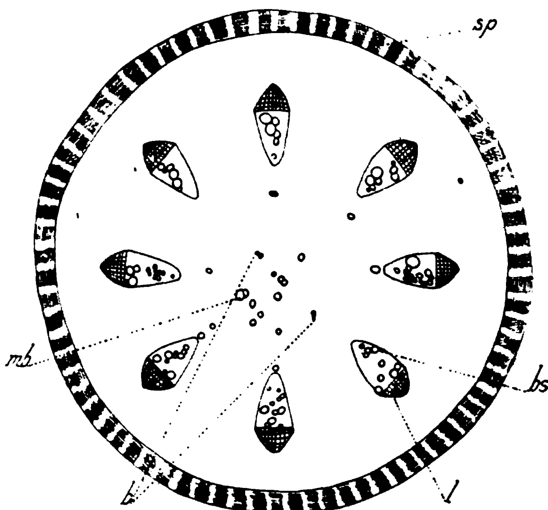


Fig. 11. — *Symphytum officinale*. Schéma représentant la structure secondaire de la racine. — *b*, bois primaire; *mb*, métaxylème ; *l*, liber; *bs*, bois secondaire; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

nombre de vaisseaux extrêmement restreint. Ces derniers sont répartis par petits groupes, au nombre d'une huitaine environ, et qui sont adossés aux îlots de tubes criblés dont

nous avons déjà parlé. De cette façon se trouvent formés en quelque sorte un certain nombre de petits faisceaux libéro-ligneux dans lequel le bois est séparé du liber par l'assise génératrice. Cette dernière est très peu active. Nous avons vu qu'elle n'existait pas dans l'intervalle des faisceaux. Dans cette racine, les fibres manquent à peu près complètement.

CHAPITRE II

§ 1. — Tige : Morphologie externe.

Si nous considérons uniquement les Borraginées de la Flore d'Europe, nous remarquons que les genres qu'elles comprennent ont, au point de vue de la forme de la tige, un certain nombre de caractères communs. Les tiges sont pour la plupart annuelles ; elles se flétrissent à l'automne, pour faire place, au printemps suivant, chez les espèces vivaces, à de nouvelles tiges florifères. Un très petit nombre de tiges sont vivaces, et deviennent alors ligneuses ; ces dernières appartiennent toutes au genre *Lithospermum*. Nous commencerons par l'étude des tiges annuelles, pour nous occuper ensuite des tiges ligneuses.

a) *Tiges annuelles.*

Une tige de Borraginée présente, au premier abord, un aspect typique, que lui donnent des poils, souvent nombreux, distribués régulièrement sur la partie aérienne de la plante.

Ces poils, suivant leur nature, suivant leur nombre, contribuent à modifier, d'une façon sensible, l'aspect extérieur de la tige. S'ils sont fins et soyeux, la surface de la tige est comme veloutée ; c'est ce que l'on observe, par exemple, dans le genre *Cynoglossum*. Souvent, ils sont rigides et piquants, et suffisamment développés pour qu'il soit facile de les distinguer à l'œil nu : tels sont ceux que l'on rencontre dans les genres *Echium*, *Lycopsis* et *Amsinkia* ; dans le genre *Asperugo* ils sont à la fois rigides et recourbés en forme de crochets, la pointe des crochets regardant le sol.

D'autres fois enfin, le développement de ces poils est très faible, ou même nul, comme dans les genres *Cerinthe*, *Omphalodes*.

La tige est toujours verte, avec des degrés d'intensité différents, l'intensité dépendant de la quantité de chlorophylle emmagasinée dans les cellules sous-épidermiques.

La surface de la tige, examinée de près, présente certaines particularités dont nous allons maintenant nous occuper. Chaque entre-nœud possède, sur toute sa hauteur, un certain nombre de cannelures longitudinales plus ou moins accentuées. Ces cannelures (Pl. V, fig. 3 et 4) sont séparées par des sillons d'inégales profondeurs suivant les genres ; ces derniers très profonds dans les tiges de *Cynoglossum* et de *Lycopsis*, sont à peine visibles dans les genres *Cerinthe* et *Echium*. Ils sont, en outre, dans chaque entre-nœud, d'inégale profondeur les uns par rapport aux autres.

Pour rechercher l'origine de ces cannelures, suivons l'une d'elles dans toute sa longueur : nous constatons alors qu'elle est en continuité directe avec le bord libre d'une feuille située au-dessus ; si l'on regarde une feuille par sa face inférieure lorsqu'elle est relevée et appliquée contre la tige, on constate que la cannelure qui est en continuité avec l'un des bords du limbe, descend jusqu'à la feuille qui est immédiatement au-dessous ; d'autre part, la cannelure qui est en continuité avec le bord opposé franchit généralement deux entre-nœuds et s'arrête à l'endroit où s'insère la partie libre de la deuxième feuille située au-dessous.

Or, les feuilles qui s'insèrent sur la tige étant dépourvues de pétiole et leurs bords étant en continuité avec ces cannelures longitudinales dont nous venons de parler, nous pouvons les ranger dans la catégorie des feuilles décurrentes. Dans le *Symphytum officinale*, les cannelures de la tige sont munies d'une aile foliacée qui est identique à celle que l'on trouve sur les bords du pétiole des feuilles de la base.

b) *Tiges ligneuses.*

Examinons une jeune tige de *Lithospermum fruticosum*. Elle a tout à fait le même aspect que celles que nous avons étudiées plus haut. Les feuilles sont également concrescentes avec elle.

Vers la fin de la première année, c'est-à-dire après l'apparition des formations secondaires extralibériennes, l'écorce s'exfolie : en s'exfoliant, elle entraîne, bien entendu, la partie de chaque feuille qui est concrescente avec la tige. Cette exfoliation se faisant de bas en haut, il en résulte que les feuilles ne se flétrissent pas simultanément sur toute la tige, mais en suivant le sens de l'exfoliation, c'est-à-dire en commençant par la partie inférieure de la tige.

§ 2. — Rhizome. Tige. Pétiole : Morphologie interne.

Nous allons étudier dans ce paragraphe trois organes différents : rhizome, tige, pétiole. Ils possèdent un certain nombre de caractères particuliers qui dépendent du rôle spécial qu'ils ont dans la vie de la plante. Loin de négliger ces caractères, nous aurons soin de les mettre en évidence. Mais il est un grand nombre de caractères communs qu'il est utile de signaler. Il est frappant de voir comment les tissus qui ont même origine se développent dans chacun de ces organes d'une façon analogue, comme quoi la différenciation de ces mêmes tissus se fait d'une façon identique, et combien peu de modifications s'opèrent en eux, en passant du rhizome dans la tige, et de la tige dans le pétiole; l'anatomie comparée de chacun de ces organes permettra de faire ressortir ces caractères de la façon la plus frappante.

Épiderme. — Les cellules épidermiques présentent à peu près dans tous les genres les mêmes caractères. Toujours nettement visibles dans la tige et le pétiole, elles sont par-

fois difficiles à observer dans certains rhizomes tels, par exemple, que celui d'*Omphalodes verna*; on voit alors, à la périphérie de l'écorce quelques assises de cellules, dont la plus externe représente l'épiderme, et qui, en partie détruites, permettent à peine de découvrir leur forme et leur aspect primitifs.

L'épiderme se présente en général sous l'aspect d'une assise de cellules régulières, ayant dans certains cas une forme à peu près quadrangulaire en coupe transversale; d'autres fois, chez le *Symphytum*, par exemple, les cellules épidermiques ont en coupe transversale une forme arrondie, et font individuellement saillie vers l'extérieur. Elles sont toujours sensiblement allongées dans le sens de la longueur de la tige ou du pétiole.

On observe à la surface de cet épiderme une cuticule pouvant atteindre une certaine épaisseur dans les genres *Echinospermum*, *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), *Cerinthe*, *Amsinkia*, et particulièrement dans le *Lithospermum fruticosum*. Dans d'autres genres, les parois des cellules épidermiques ont toutes une épaisseur uniforme, c'est ce que l'on observe dans les genres *Asperugo*, *Eritrichium*, *Borrago*, *Cynoglossum*, *Alkanna*, *Myosotis*, *Pulmonaria*.

Mentionnons en passant un phénomène particulier que l'on observe chez la Pulmonaire : si chez cette plante, en coupe transversale, on examine le rhizome, la tige, le pétiole, ou même la feuille, on remarque qu'en certains endroits l'épiderme se décolle, pour ainsi dire, en entraînant avec lui l'assise de cellules sous-épidermiques. De la sorte, c'est alors l'assise suivante de l'écorce qui est appelée à jouer le rôle protecteur de l'épiderme, et on peut remarquer que les cellules de cette assise qui sont extrêmement régulières épaississent leur paroi externe, et présentent à s'y méprendre l'illusion d'un véritable épiderme.

A l'étude des cellules de l'épiderme se rattache celle des poils épidermiques dont nous allons énumérer les principales formes.

Peu de genres, avons-nous vu, en sont dépourvus, ce sont les genres *Cerinthe* et *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1).

La forme la plus simple que peuvent présenter les poils

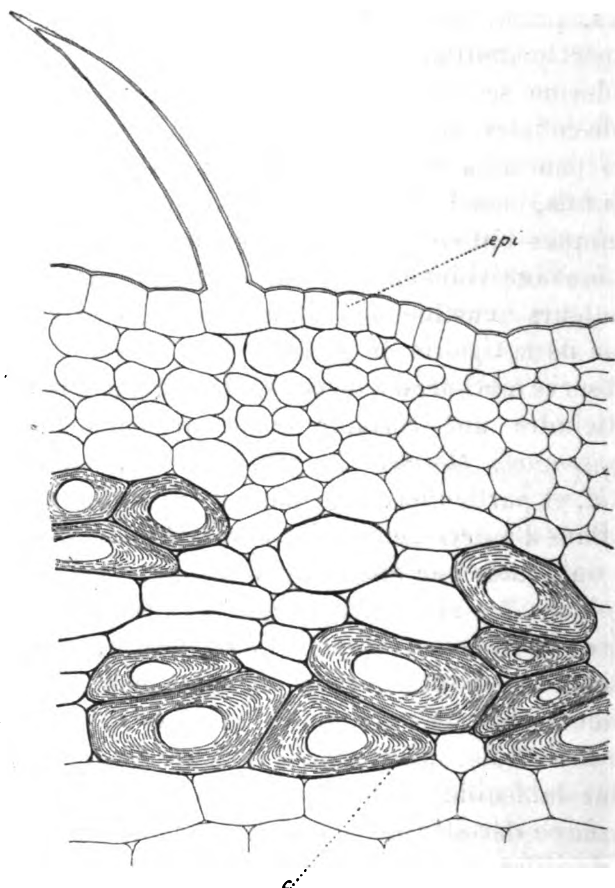


Fig. 12. — *Echium vulgare.* Partie externe de l'écorce de la tige. — *c*, cellules à parois épaissies; *épi*, épiderme.

épidermiques s'observe chez le genre *Symphytum*; on voit dans cet exemple un certain nombre de poils unicellulaires, hyalins, de diamètre assez faible, et ayant une longueur environ dix fois plus grande que le diamètre; ils sont chacun en continuité directe avec une cellule épidermique

dont la dimension est sensiblement égale aux autres cellules de l'épiderme. Ces mêmes poils peuvent s'observer dans un certain nombre de genres, notamment dans les genres *Alkanna*, *Nonnea*, *Pulmonaria*, *Amsinkia*, *Echium* (fig. 12), *Anchusa*.

Le plus souvent ils ont un calibre relativement énorme, sont plus ou moins allongés et possèdent un renflement considérable à leur base; leurs parois sont très épaisses; en outre, les cellules épidermiques au milieu desquelles ils sont implantés ont acquis un développement tout à fait exagéré, de sorte que ces poils paraissent enchâssés, par leur base élargie au milieu d'une rosette de cellules, tantôt simple, tantôt double (Pl. VII, fig. 4). Ces poils se rencontrent dans la plupart des genres, mais ils sont remarquablement développés dans les genres *Nonnea*, *Amsinkia*, *Lycopsis*, *Echium*. Dans ce dernier genre, ainsi que dans le *Lithospermum fruticosum*, la paroi de chaque poil est loin d'être lisse : on y remarque une foule de petites saillies en relief qui en tapissent la surface, et qui lui donnent un aspect absolument spécial.

Une dernière catégorie de poils se rencontre seulement dans quelques espèces. Ce sont des poils pluricellulaires, dont la cellule terminale se renfle en forme de sphère; le reste du poil est en général formé d'une ou de deux cellules à peu près cylindriques disposées bout à bout. Ces poils (Pl. VII, fig. 3) sont beaucoup plus fins que les précédents, et se rencontrent sur la tige et le pétiole d'*Alkanna tinctoria*, d'*Heliotropium europæum*, sur le pétiole de *Borrago officinalis*, et sur la tige du *Lithospermum fruticosum*.

Écorce. — A l'écorce du rhizome et de la tige correspond le parenchyme du pétiole; nous allons faire l'étude simultanée de ces différents tissus. Mais, auparavant, il importe de faire quelques remarques sur la forme générale de l'écorce. Limitée extérieurement par l'épiderme qui a partout une épaisseur constante, l'écorce épouse rigoureusement les contours de la tige; or, nous avons vu, en

étudiant la morphologie externe de cette dernière, que les bords de chaque feuille étaient en rapport avec des cannelures très visibles sur certaines tiges, presque invisibles sur certaines autres. Ces cannelures se traduisent en coupe par des saillies plus ou moins marquées, limitées par des sillons de profondeur variable; et si nous insistons sur la présence de ces saillies, c'est que nous rencontrons souvent à leur niveau quelques variations de structure.

Dans la généralité des cas, c'est-à-dire dans les genres *Symphytum*, *Borrago*, *Nonnea*, *Lycopsis*, *Cynoglossum*, *Myosotis*, *Alkanna*, *Echinospermum*, *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), les deux ou trois premières assises corticales sont formées de cellules petites, arrondies, lâchement unies les unes aux autres, laissant entre elles de nombreuses lacunes dont les plus grandes peuvent atteindre la taille de plusieurs cellules; les parois de ces cellules sont toujours extrêmement fines. Dans l'écorce d'*Heliotropium europæum*, cette même zone existe; mais elle est en général moins lacuneuse, et les cellules qui la constituent sont souvent allongées dans le sens radial, donnant ainsi l'aspect d'un véritable tissu en palissade.

Dans les plantes dont nous venons de parler, le parenchyme pétiolaire ne présente pas toujours cet aspect à la périphérie; ainsi, dans les genres *Cynoglossum* et *Lycopsis* la partie lacuneuse de ce parenchyme est remplacée par une zone de cellules à parois minces, mais bien unies les unes aux autres.

La zone sous-épidermique de la tige est lacuneuse, soit d'une façon continue, soit avec des solutions de continuité. Cette zone présente une forme annulaire dans les genres *Lithospermum*, *Symphytum*, *Nonnea*, *Anchusa*, *Echinospermum;* elle existe même au niveau des cannelures, quel que soit leur degré de développement. Dans d'autres genres, au contraire (*Lycopsis*, *Amsinkia*, *Asperugo*, *Echium*, *Pulmonaria*, *Cynoglossum*, *Myosotis*, *Alkanna*, *Omphalodes*), cette zone est remplacée au niveau de chaque

cannelure par du tissu collenchymateux; chaque cannelure est donc parcourue par un cordon de collenchyme sous-épidermique, limité vers l'intérieur, par le tissu cortical. Même chez ceux des genres que nous venons de signaler, dont les cannelures sont à peine marquées et présentent par cela même un minimum de développement (*Omphalodes*), ces faisceaux de collenchyme sont toujours nettement visibles (Pl. VII, fig. 1).

Le parenchyme du pétiole présente, à quelques différences près, les mêmes caractères. Le pétiole est en général ailé chez les Borraginées, et c'est au niveau de ces ailes, que l'on peut observer quelques variations dans la nature des tissus. Dans la plupart des genres, les ailes du pétiole, qui d'ailleurs sont en continuité directe avec les cannelures de la tige, sont constituées principalement par du tissu assimilateur; les cellules de ce tissu ont une forme assez irrégulière et sont très lâchement unies les unes aux autres; les genres chez lesquels le pétiole montre cette disposition d'une façon nette sont les genres *Symphytum*, *Borrago*, *Echinospermum*, *Asperugo*, *Anchusa*, *Pulmonaria*, *Nonnea*.

Dans les pétioles d'*Echium*, de *Cynoglossum* (fig. 13), et de *Lithospermum purpureo-cœruleum* (fig. 14), les ailes du pétiole sont parcourues dans toute leur étendue par un cordon de collenchyme bien développé.

Le pétiole ayant une forme semi-circulaire, nous lui considérerons une face supérieure concave et une face inférieure convexe. Dans la majorité des cas, la région parenchymateuse sous-épidermique ne présente, au niveau de la partie médiane de ces deux faces, aucun caractère particulier. Dans le genre *Omphalòdes*, le tissu sous-épidermique est constitué, sur toute la longueur du pétiole, vers le milieu de la face inférieure, par des cellules sphériques à parois non épaisses et bien unies les unes aux autres. Dans les genres *Pulmonaria*, *Cynoglossum* (fig. 13), *Lycopsis*, *Echinospermum* (fig. 18), la même zone comprend des

cellules à parois épaisses, constituant ainsi une sorte de collenchyme; on peut donc dire que, dans ce cas, le pétiole

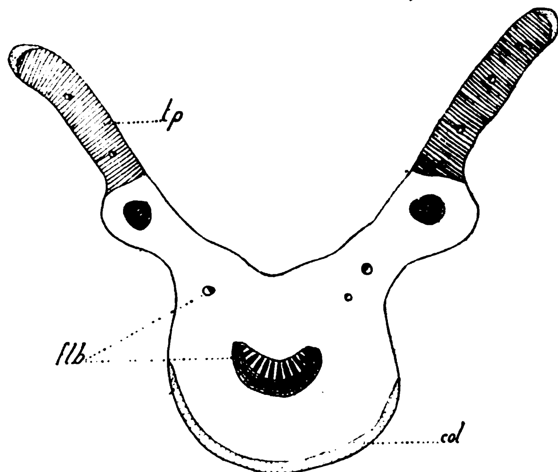


Fig. 13. — *Cynoglossum officinale*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *tp*, tissu palissadique; *col*, collenchyme.

possède une zone de renforcement à sa face inférieure. Dans les genres *Lithospermum* (fig. 14), *Anchusa* et *Nonnea*, on retrouve cette même zone de renforcement sous-épidermique à la face inférieure ; mais il en existe une seconde dans la partie médiane de la face supérieure ; cette dernière est également formée par un petit groupe de cellules à parois épaisses.

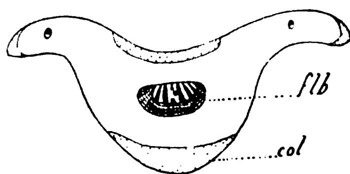


Fig. 14. — *Lithospermum purpureo-cœrulum*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *col*, collenchyme.

Dans le genre *Heliotropium*, le tissu palissadique et le tissu collenchymateux forment, dans le pétiole, une double gaine continue, sous-épidermique (fig. 16).

Les autres assises de cellules de l'écorce, ainsi que celles du parenchyme pétiolaire, ne présentent pas de caractères bien particuliers. En général, on peut remarquer que la

taille de ces cellules croît progressivement de l'extérieur

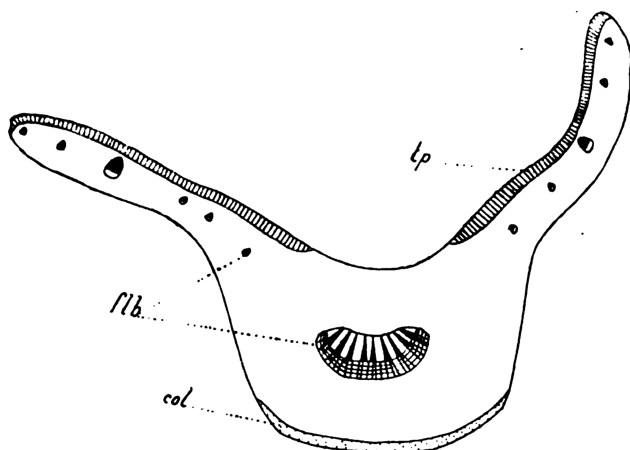


Fig. 15. — *Echinospermum deflexum*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *col*, collenchyme; *tp*, tissu palissadique.

vers l'intérieur. En même temps, on constate une dimi-

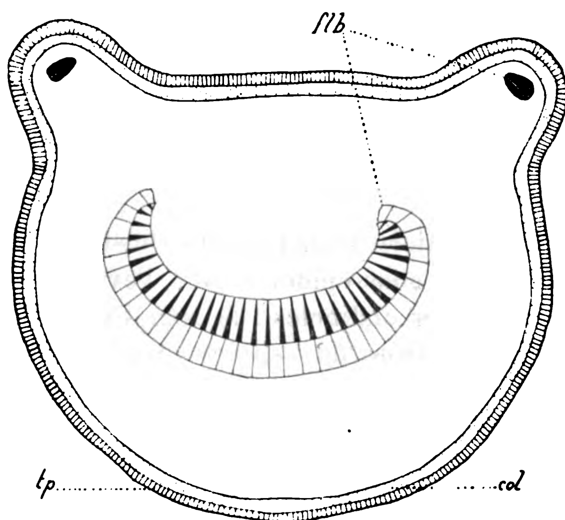


Fig. 16. — *Heliotropium europæum*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *tp*, tissu palissadique; *col*, collenchyme.

nution d'épaisseur également progressive de la paroi de ces

mêmes cellules. On peut donc dire que les cellules de cette région de l'écorce ont leurs parois d'autant plus minces, qu'elles sont de taille plus grande. Elles sont toutes, sans exception, sphériques, et sont séparées les unes des autres par de nombreux méats généralement triangulaires.

A ce type général de structure que l'on trouve dans l'écorce de la plupart des genres, nous citerons quelques exceptions. Dans l'écorce de certains rhizomes (*Pulmonaria*, *Omphalodes*), la taille des cellules va en diminuant très légèrement, de l'extérieur vers l'intérieur de l'écorce; en outre, elles ont toutes leurs parois d'égale épaisseur.

Dans le genre *Borrago* (fig. 17), si nous examinons le

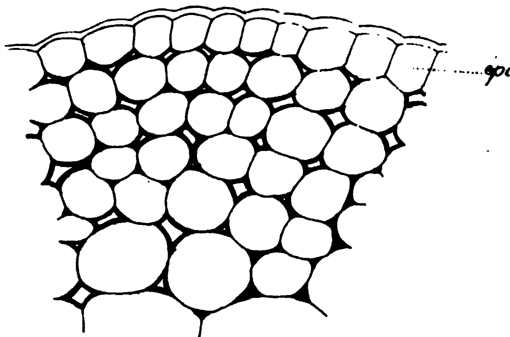


Fig. 17. — *Borrago officinalis*. Épiderme et tissu sous-épidermique du pétiole. — *épi*, épiderme.

parenchyme du pétiole, nous pouvons constater, au-dessous du tissu lacuneux sous-épidermique, l'existence de deux zones concentriques distinctes : la zone externe comprend environ quatre assises de cellules; les cellules de ces assises sont disposées en séries radiales assez régulières; elles sont donc séparées les unes des autres par des méats quadrangulaires. Elles sont en outre de petite taille. Dans l'écorce de la tige, l'épaisseur de cette zone est plus considérable au niveau des cannelures que dans les intervalles, on remarque alors dans ces régions l'apparition de nouvelles assises semblables. Quand la tige vieillit, on assiste dans cette zone corticale, à un épaississement

général de toutes les parois cellulaires; en même temps, certaines cellules s'accroissent plus que d'autres, ce qui détruit en grande partie la régularité primitive; il se forme alors à ce moment des méats triangulaires. Dans les cannelures, l'épaississement peut être assez considérable pour donner naissance à un tissu collenchymateux très net. La zone corticale interne, formée à peu près d'un même nombre d'assises de cellules que la zone externe, comprend des cellules beaucoup plus grosses.

Ces dernières, arrondies, ne sont pas disposées en séries radiales, et par conséquent laissent subsister entre elles des méats triangulaires. Notons en passant, dans le *Myosotis palustris* (Pl. III, fig. 5), la présence constante, dans le tissu cortical, de lacunes assez nombreuses. Ces lacunes, qui sont dues à la vie sinon aquatique au moins palustre de cette plante, ne se retrouvent pas, pour cette raison, chez les autres espèces du genre *Myosotis*.

L'écorce de la tige d'*Echium* (fig. 12) possède une zone de cellules d'aspect absolument particulier, et qui ne ressemble à rien de ce que nous avons vu jusqu'ici dans l'écorce de la tige des Borraginées; dans le pétiole même d'*Echium*, on ne la retrouve pas. L'épaisseur de cette zone est absolument variable, suivant les différentes régions de l'écorce que l'on considère. Elle fait totalement défaut au niveau de l'insertion de la partie libre de chaque feuille. Dans cette zone, toutes les cellules ont leurs parois épaissies, mais l'épaississement ne se fait pas pour chacune d'elles dans les mêmes proportions : chez les unes, l'épaississement est à peine appréciable, chez les autres il est assez considérable pour oblitérer complètement la cavité cellulaire. En outre, ces cellules (fig. 12) sont aplaties dans le sens tangentiel ; mais, cet aplatissement n'est pas le même pour toutes les cellules : les unes conservent une forme presque sphérique, les autres, au contraire, ont leurs parois opposées presque accolées l'une à l'autre. Sur une coupe longitudinale, on remarque que ces cellules sont

extrêmement allongées, et forment par conséquent une solide gaine de soutien tout autour de la tige. Les assises de cellules les plus internes de l'écorce ont un aspect absolument normal.

Cylindre central. — Dans la tige des Borraginées, le cylindre central présente quelques différences d'aspect qui sont dues à la disposition relative et au développement variable des faisceaux libéro-ligneux chez les différents genres. Ces derniers restent dans certains cas nettement séparés les uns des autres ; une coupe transversale permet alors de distinguer un nombre assez variable de faisceaux disposés en un cercle plus ou moins régulier et séparés tantôt par une bande de tissu cellulosique, tantôt par une bande de très faible épaisseur, formée par du tissu différencié. Cette disposition peut s'observer dans les genres *Symphytum*, *Nonnea*, *Pulmonaria*, *Myosotis*, *Omphalodes*. Dans d'autres cas, les faisceaux sont réunis en un anneau continu par différenciation précoce du tissu qui les sépare; cet anneau est en général régulier, d'épaisseur à peu près uniforme; c'est ce que l'on peut voir très nettement dans les genres *Borrago*, *Anchusa*, *Cynoglossum*.

Les faisceaux du pétiole présentent, comme caractère commun, d'être toujours isolés les uns des autres. Il est entendu que nous considérons toujours des coupes de pétiole faites à l'union de ce dernier avec le limbe, puisque c'est à ce niveau seul qu'existe la structure caractéristique du pétiole.

Sur une coupe transversale de pétiole à ce niveau, on remarque au premier abord trois zones absolument distinctes : 1° une région médiane à parenchyme plus ou moins collenchymateux; 2° deux régions latérales qui sont les ailes du pétiole et dont la structure se rapproche souvent de celle de la feuille.

Dans la région pétiolaire médiane existe tantôt un seul faisceau (*Lithospermum*, *Alkanna*) qui est le faisceau pétiolaire médian tantôt et plus souvent plusieurs gros faisceaux

qui sont le pétiolaire médian et quelques pétiolaires latéraux.

Dans les ailes du pétiole, on peut trouver de gros fais-

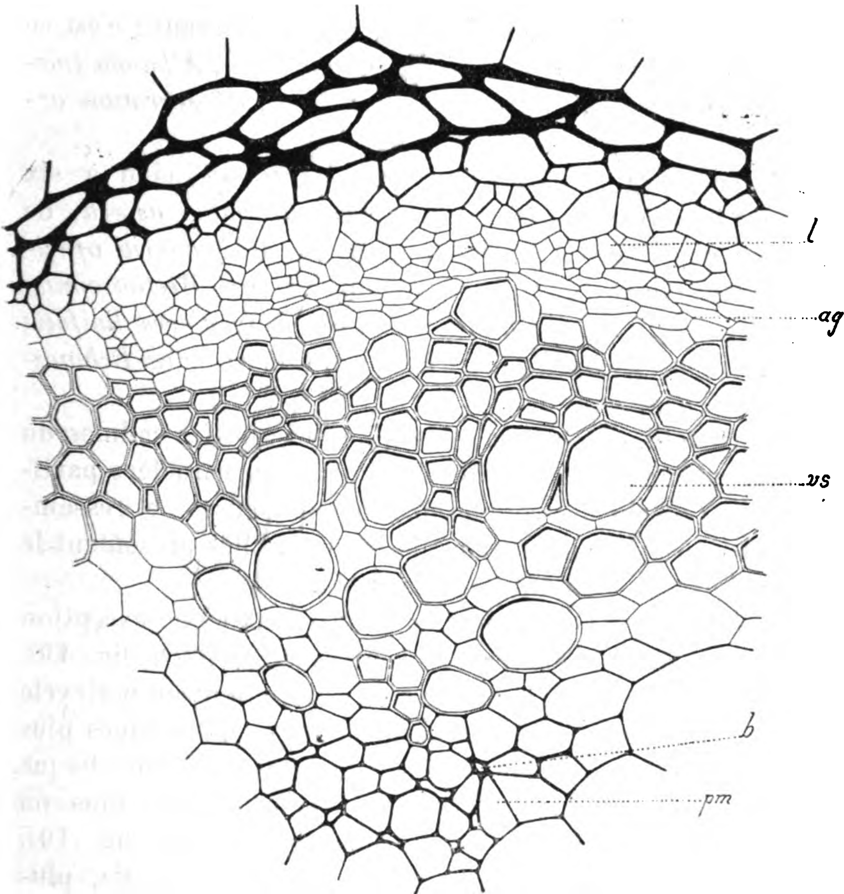


Fig. 18. — *Symphytum tuberosum*. Faisceau libéro-ligneux. — *pm*, tissu de la zone périmédullaire; *b*, bois primaire; *vs*, vaisseau de bois secondaire; *ag*, assise génératrice; *l*, liber.

ceaux identiques aux précédents (*Alkanna, Omphalodes*), mais on y trouve toujours de tout petits faisceaux dont les éléments sont extrêmement fins.

Le faisceau médian est toujours bien développé; les faisceaux latéraux, de dimension moindre, sont en nombre

variable suivant les genres ; ils ne sont pas toujours en nombre égal de chaque côté, ce qui peut altérer légèrement la symétrie bilatérale du pétiole.

Le type de structure le plus simple est le type à trois faisceaux, l'un médian, les deux autres latéraux ; c'est ce que l'on observe dans *Amsinkia angustifolia*, *Alkanna tinctoria*, *Heliotropium europæum* (fig. 16), *Lithospermum arvense*.

Le nombre des faisceaux latéraux est de cinq à six dans *Cynoglossum officinale* (fig. 13), *Cerinthe aspera*, de sept à neuf dans *Asperugo procumbens*, *Pulmonaria officinalis*, *Anchusa sempervirens*, *Echium vulgare*, *Heliotropium curassavicum*, *Symphytum officinale*, *Omphalodes linifolia* et *Borrago officinalis*; il est de onze à douze dans *Echinospermum deflexum* (fig. 15).

Péricycle. — Dans la généralité des cas, les cellules du péricycle ne présentent absolument aucun caractère particulier. Ce sont des cellules parenchymateuses, et ressemblant beaucoup aux cellules de l'écorce. Elles présentent le même aspect dans la tige et dans le pétiole.

A cette règle générale, nous pouvons citer une exception qui nous est fournie par le genre *Heliotropium* (fig. 19). A l'état jeune, les tiges de ce genre présentent un péricycle dont les caractères sont ceux que nous avons indiqués plus haut. A mesure qu'elle vieillit, on peut voir dans chaque tige quelques cellules péricycliques se cloisonner plus ou moins, puis épaissir fortement leurs parois (*flp*, fig. 19). De cette façon se forment, aux dépens du péricycle, plusieurs faisceaux de sclérenchyme dont le nombre varie suivant le diamètre de la tige ; chaque faisceau comprend un nombre de fibres très variable : on peut en trouver qui sont réduits à une seule fibre, on peut en voir au contraire comprenant sept ou huit fibres.

Quel est le sort de ces faisceaux au niveau de l'insertion des feuilles ? Si l'on suit l'un d'entre eux pendant une certaine hauteur, on peut voir que les fibres dont il est cons-

titué diminuent progressivement de calibre, et même, à un

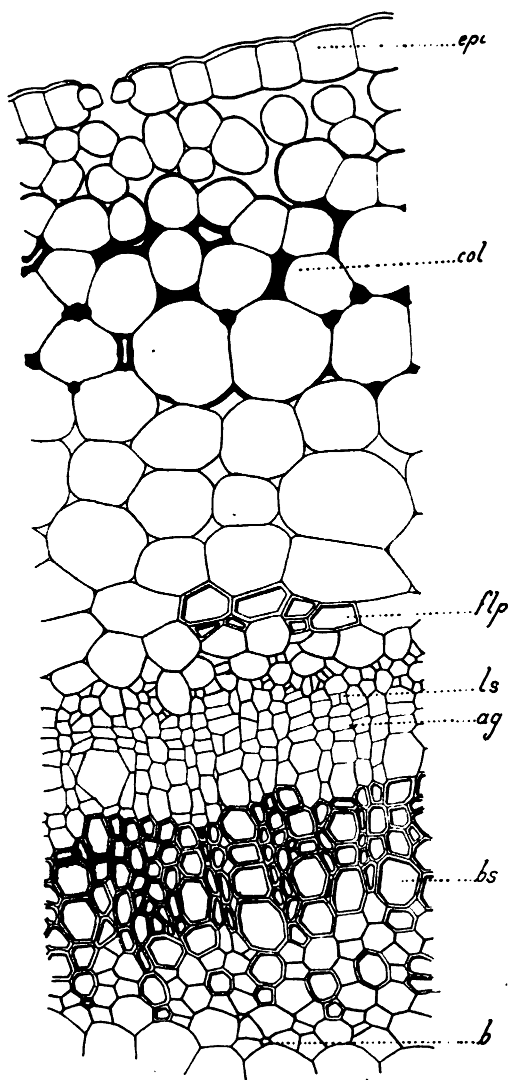


Fig. 19. — *Heliotropium curassavicum*. Secteur d'une coupe de tige. — *épi*, épiderme; *col*, collenchyme; *flp*, fibres péricycliques; *ls*, liber secondaire; *ag*, assise génératrice; *bs*, bois secondaire; *b*, bois primaire.

certain niveau, il arrive que les fibres ont complètement disparu ; le péricycle possède à ce niveau l'as-

pect de celui d'une jeune tige. En jetant alors un coup d'œil sur le reste du cylindre central, nous remarquons qu'à ce même niveau, la symétrie de structure est troublée et qu'un faisceau foliaire est sur le point de se séparer de l'anneau libéro-ligneux. En résumé, chaque cordon de sclérenchyme s'amoindrit à mesure qu'il progresse en hauteur pour disparaître complètement à l'endroit de l'insertion d'une feuille.

De ces faits il est logique de déduire que, dans le pétiole d'*Heliotropium*, on doit noter une absence complète de fibres péricycliques. Et en effet, des coupes de pétiole montrent dans les espèces de ce genre, un péricycle formé de cellules parenchymateuses à parois minces.

Liber. — Nous allons examiner successivement quelle est la structure du liber primaire, du métaphloème et du liber secondaire, dans la tige, dans le rhizome et dans le pétiole.

1° Tige. — a) *Liber primaire.* — Le liber primaire, dans la tige, se présente sous l'aspect de faisceaux en forme d'arcs, en nombre plus ou moins considérable et nettement séparés les uns des autres. Chez la tige plus âgée, ces faisceaux peuvent, par la croissance de leurs éléments et par suite par le rapprochement de leurs extrémités voisines, donner l'apparence d'un anneau libérien primaire continu (*Lithospermum*) ou à peu près continu (*Alkanna*).

De toute façon il est facile de retrouver. dans ces faisceaux, les tubes criblés primaires dont la lumière est le plus souvent obturée, chacun d'eux ayant été littéralement écrasé par la pression qui résulte de la croissance des éléments voisins.

En même temps que s'accroissent les éléments libériens primaires, on peut assister, dans certains genres à un épaississement notable de leurs parois. Les genres chez lesquels cet épaississement est le plus considérable sont les genres *Asperugo*, *Symphytum* (fig. 18), *Nonnea* (fig. 20), *Lithospermum*, *Cynoglossum*, *Cerinthe*. Dans d'autres cas, cet épaississement est très faible ou même n'a pas lieu, c'est ce

qui existe chez les genres *Anchusa*, *Borrago Myosotis*, *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), *Onosma*, *Pulmonaria* (fig. 21).

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 19), la disposition des éléments libériens primaires est un peu spéciale. En dedans du péricycle, et accolés aux éléments de ce dernier, sont régulièrement situés les tubes criblés primaires qui s'obturent rapidement, comme nous l'avons indiqué précédemment. Entre ces derniers sont intercalées des cellules libé-

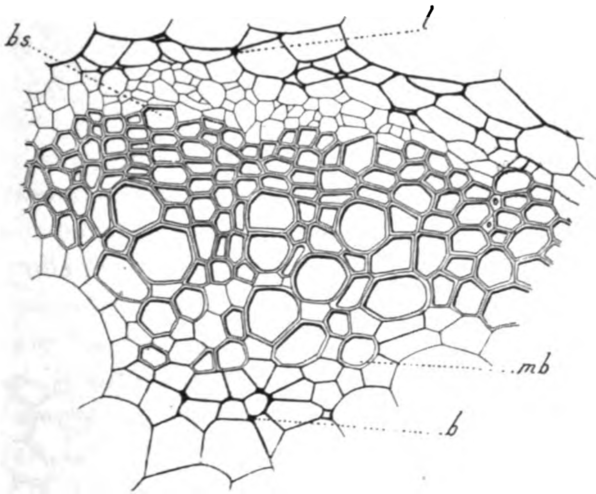


Fig. 20. — *Nonnea alba*. Faisceau libéro-ligneux de la tige. — *l*, liber primaire ; *bs*, bois secondaire ; *mb*, métaxylème ; *b*, bois primaire.

riennes de nature également primaire et d'aspect arrondi. L'ensemble du liber primaire (*l*, fig. 19) de la tige présente donc une alternance bien nette de tubes criblés et de cellules libériennes.

b) *Métaphloème*. — Les éléments du métaphloème sont en général assez faciles à distinguer des autres éléments libériens de la tige. D'abord, ils n'épaississent pas leurs parois, ce qui permet à première vue de les distinguer du liber primaire, dans les tiges où ce dernier s'épaissit plus ou moins fortement ; puis, les tubes criblés ne s'obturent pas tandis que le contraire a lieu dans le liber primaire;

enfin, les éléments qui le constituent ont une orientation

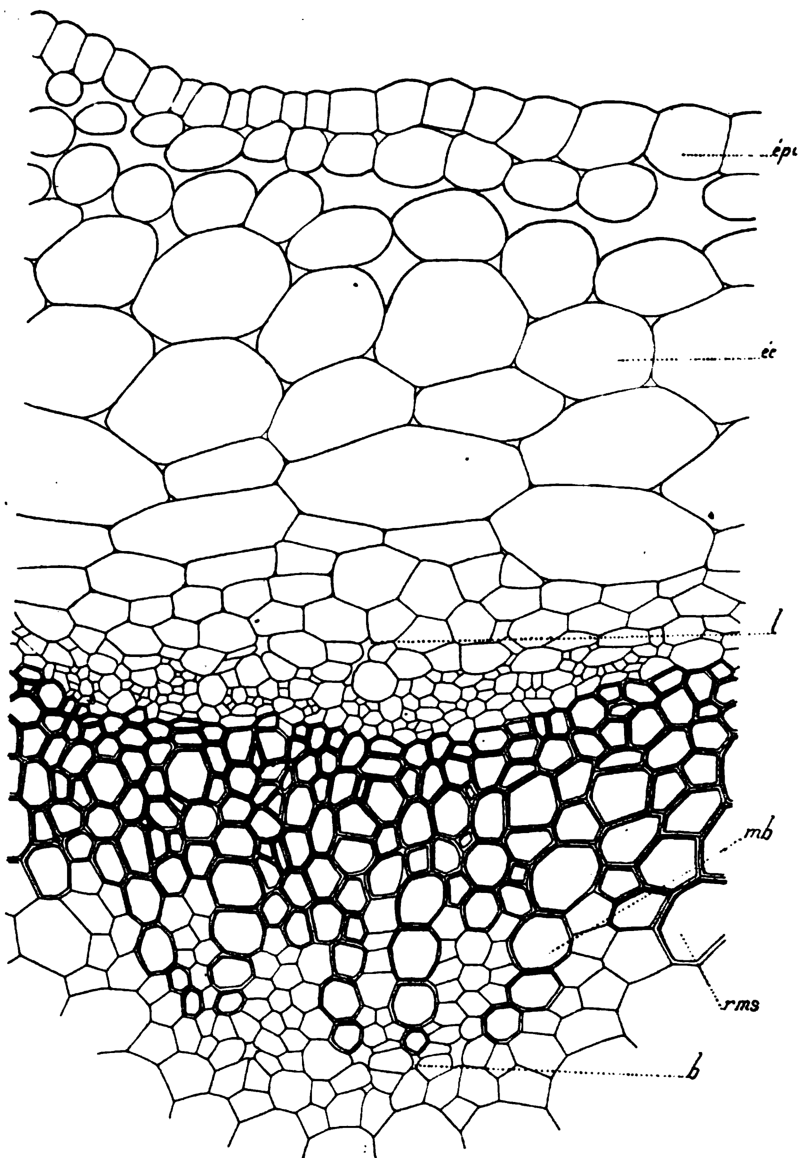


Fig. 21. — *Pulmonaria officinalis*. Secteur d'une coupe de tige. — *épi*, épiderme; *éc*, écorce; *l*, liber; *mb*, métaxylème; *rms*, rayon médullaire secondaire; *b*, bois primaire.

quelconque, provenant de cloisonnements dépourvus

d'orientation spéciale, ce qui permet de les distinguer immédiatement du liber secondaire.

Le métaphloème se développe d'une façon inégale non seulement suivant les différents genres, mais encore suivant les différents faisceaux. Il est très abondant dans les genres *Pulmonaria* (fig. 21), *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), *Myosotis*, moins abondant dans les autres genres. Il n'est pas rare de voir du métaphloème se différencier dans l'intervalle de deux faisceaux libériens primaires, avec tendance, par conséquent à constituer un anneau continu ; cette apparition de métaphloème dans l'intervalle de deux faisceaux est très nette dans les tiges d'*Alkanna* et de *Symphytum*.

c) *Liber secondaire*. — Le liber secondaire possède, dans la tige des Borraginées, la structure classique qu'on lui connaît dans la plupart des familles, avec ses éléments disposés en files radiales. Nous n'avons donc ici qu'à étudier les quelques caractères particuliers que peuvent présenter son apparition et son développement.

Dans un certain nombre de genres, l'apparition des premiers éléments libériens secondaires a lieu d'assez bonne heure ; c'est ce que l'on observe dans les genres *Anchusa*, *Cerinthe*, *Cynoglossum*, *Onosma*, *Lithospermum*, *Lycopsis*, *Amsinkia*. Dans tous ces genres, le liber secondaire se présente sous l'aspect d'un anneau dont l'épaisseur peut varier ; si en effet les cloisonnements sont peu rapides et la différenciation lente, l'anneau libérien secondaire est de faible épaisseur (*Lycopsis*, *Amsinkia*). Dans la tige d'*Anchusa sempervirens*, la différenciation est très précoce, le fonctionnement de l'assise génératrice est très rapide de sorte que l'anneau libérien est fort bien développé.

Dans quelques cas, principalement dans la tige de *Nonnea* (fig. 20), le liber secondaire peut faire défaut dans l'intervalle de deux faisceaux libéro-ligneux ; dans cette région, cependant, l'absence de liber n'est pas toujours la règle, et on peut dire, pour être plus précis, que dans une tige de

Nonnea le liber secondaire fait défaut entre certains faisceaux libéro-ligneux seulement.

L'absence de liber secondaire dans l'intervalle de deux faisceaux devient alors la règle dans les genres *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1) et *Symphytum* (fig. 18). Dans ces deux derniers genres, le liber secondaire de chaque faisceau est extrêmement peu développé. C'est donc au métaphloème qu'échoit, dans ce dernier cas, le rôle conducteur dévolu au liber. Si enfin nous recherchons ce même liber secondaire dans les genres *Myosotis* et *Pulmonaria*, nous voyons que bien souvent il fait totalement défaut dans la tige (fig. 21). Très tardivement, en effet, dans une certaine zone de cellules séparant le bois du métaphloème, on voit se former les cloisons tangentielles, indice de la formation d'une assise génératrice; les quelques cellules issues de cette assise n'ont pas en général le temps de se différencier, et la tige se flétrit avant la formation du liber secondaire.

Nous pouvons noter, en passant, le développement particulier du liber secondaire dans la tige d'*Heliotropium* (fig. 19). Les éléments qui le composent affectent la plus grande régularité, toujours disposés en files radiales des plus nettes. Certaines de ces files sont uniquement formées de cellules libériennes, les autres comprennent à la fois cellules libériennes et tubes criblés; si l'on observe la disposition relative de ces deux sortes de files d'éléments libériens, on trouve qu'elles alternent à peu près régulièrement.

2° Rhizome. — a) *Liber primaire et métaphloème.* — Dans les rhizomes de *Pulmonaria officinalis* (Pl. VIII, fig. 1) et d'*Omphalodes verna*, le liber primaire présente, à peu de différences près les caractères qu'il possède dans les tiges des mêmes genres. Il en est de même pour le métaphloème. Cependant, on peut remarquer que les parois des éléments libériens sont assez fortement épaissies dans le rhizome de ces plantes, tandis que, dans la tige, elles présentent toujours une extrême minceur. Dans le rhizome de *Symphytum tuberosum*, au contraire, le faisceau libérien pri-

maire est extrêmement peu développé; les parois des éléments qui le composent ne se sont pas épaissies, d'où il résulte que la pression provenant de la croissance des tissus voisins les a fort déformés et rendus méconnaissables.

b) *Liber secondaire*. — Une coupe de rhizome de *Pulmonaria officinalis* (Pl. VIII, fig. 1) et d'*Omphalodes verna* nous permet d'observer un développement notable du liber secondaire. Ce liber assez développé dans le rhizome d'*Omphalodes*, prend une très grande extension dans celui de *Pulmonaria*. En somme, dans ces deux genres, au point de vue des formations libériennes, la structure du rhizome a de grandes analogies avec celle de la tige; et si l'on pouvait imaginer ce que deviendrait le liber d'une tige qui continuerait sa croissance et la différenciation de ses éléments, il est vraisemblable que ce liber deviendrait identique à celui du rhizome. Dans le rhizome de *Symphytum tuberosum* (Pl. VIII, fig. 2), le liber secondaire est extrêmement réduit. Il se restreint pour chaque faisceau (et les faisceaux sont en petit nombre) à quatre ou cinq files de cellules dont le nombre augmente avec une extrême lenteur.

3° Pétiole. — a) *Liber primaire*. — Le liber primaire, toujours facile à distinguer dans le pétiole des Borraginées, se présente sous l'aspect de faisceaux dont la forme varie suivant les différents genres. Dans le genre *Pulmonaria* (Pl. IV, fig. 3), le faisceau libérien primaire a la forme d'un demi-anneau, le faisceau libéro-ligneux médian présentant une courbure très accusée. Dans des exemples beaucoup plus nombreux tels que les genres *Lycopsis*, *Myosotis*, le faisceau libérien primaire médian mesure un angle beaucoup moins ouvert, la convexité de l'arc libérien étant beaucoup moindre.

Quel que soit le degré de développement des éléments du liber primaire, on les trouve toujours bien développés dans le faisceau libéro-ligneux médian du pétiole. Mais, il arrive souvent que les faisceaux latéraux en soient complè-

tement dépourvus. C'est ainsi que, notamment dans les genres *Pulmonaria*, *Echinospermum*, le faisceau médian seul possède du liber primaire (Pl. VIII, fig. 3), tandis que les faisceaux latéraux en sont totalement dépourvus (Pl. VIII, fig. 4).

L'épaisseur du faisceau libérien primaire, qui d'ailleurs résulte presque exclusivement du nombre des éléments du liber est également variable suivant les genres. Elle est assez considérable dans les genres *Echium*, *Alkanna*, *Symphytum*, *Anchusa*. Dans ces genres, le nombre des éléments libériens primaires peut varier entre cinq et dix rangées. Dans les genres *Cerinthe*, *Cynoglossum*, il varie entre deux et trois ; enfin, dans les genres *Lycopsis*, *Myosotis*, le nombre des assises varie entre une et deux.

D'une façon générale, on peut remarquer que l'épaisseur des parois des éléments libériens primaires est en raison directe du nombre de ces éléments ; en effet, chez les genres que nous venons de citer comme ayant des faisceaux libériens primaires très épais, on trouve que les parois libériennes sont fort épaissies ; ceci s'observe particulièrement dans le genre *Echium*. Au contraire, les parois des éléments libériens restent très minces dans les genres *Lycopsis*, *Myosotis*, *Omphalodes*, *Asperugo*.

L'épaississement des parois ne présente pas, dans tous les genres, le même aspect. Tantôt, il est uniforme pour toute la paroi cellulaire, comme il est facile de l'observer chez les genres *Pulmonaria*, *Echium*. *Nonnea*, *Echinospermum*, tantôt il est spécialement localisé aux angles, comme dans le genre *Borrago*.

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), les éléments libériens primaires sont répartis en un certain nombre d'îlots. Tous les îlots sont disposés suivant un arc qui mesure à peu près une demi-circonférence. Chacun d'eux est séparé de l'îlot voisin par des cellules de grande taille, à parois minces.

b) *Métaphloème*. — Dans la généralité des genres, le méta-

phloème se présente, dans le pétiole, sous la forme d'un arc situé entre le liber primaire, vers la face inférieure, et le liber secondaire, vers la face supérieure. Cet arc est bien développé dans les genres *Lithospermum*, *Echium*, *Cyno-*

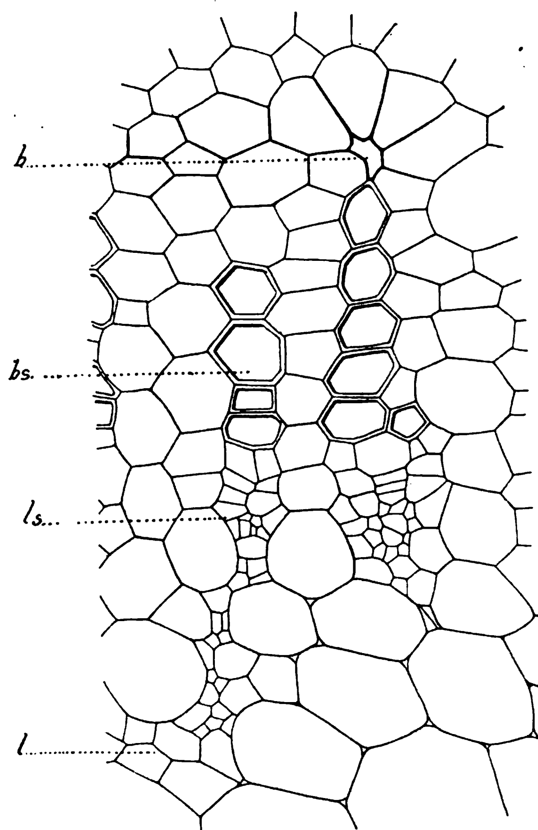


Fig. 22. — *Heliotropium europæum*. Pétiole : fragment du faisceau pétiolaire médian. — *l*, liber; *ls*, liber secondaire; *bs*, bois secondaire; *b*, bois primaire.

glossum, *Nonnea*. Chez certains genres il présente des variations d'épaisseur assez sensibles, étant très mince en certains points, et très épais en certains autres (*Anchusa*, *Pulmonaria*) (Pl. VIII, fig. 3); enfin, il présente des solutions de continuité dans le genre *Echinospermum*, ce qui lui donne l'aspect d'îlots disposés les uns à côté des autres.

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), cette dernière disposition est particulièrement facile à observer, chaque îlot de métaphloème étant régulièrement situé à la face interne de chaque îlot de liber primaire.

c) *Liber secondaire.* — Les éléments du liber secondaire présentent à peu près partout le même aspect; ils ne diffèrent que par leur nombre. Ils comprennent en moyenne quatre à cinq rangées d'éléments dans les genres *Echium*, *Heliotropium* et *Cynoglossum*; c'est dans ces deux genres qu'ils atteignent leur maximum de développement. Viennent ensuite les genres *Lycopsis*, *Nonnea*, *Symphytum*, avec trois ou quatre assises d'éléments libériens secondaires; les genres *Borrago*, *Lithospermum*, *Cerinthe*, *Anchusa* avec un maximum de trois rangées d'éléments; les genres *Echinospermum*, *Omphalodes* (Pl.VII, fig. 2), *Pulmonaria* (Pl.VIII, fig. 3) dont les formations libériennes secondaires ne sont représentées que par une seule assise. Enfin, le liber secondaire peut faire totalement défaut, c'est ce que l'on observe dans les genres *Amsinkia*, *Myosotis*, *Asperugo*.

Ajoutons que dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), les îlots de liber secondaire sont séparés par du tissu secondaire issu de la même assise génératrice. Les cellules de ce tissu sont de taille beaucoup plus grande que la moyenne des éléments libériens.

Bois. — Les faisceaux du bois sont de taille inégale et ne sont pas toujours disposés dans la tige, suivant un anneau régulier. L'anneau est d'autant plus régulier que les faisceaux sont plus rapprochés les uns des autres. Ils sont intimement soudés les uns aux autres dans les genres *Heliotropium*, *Echium*, *Echinospermum* : aussi, dans ce cas, les rayons médullaires ont-ils complètement disparu. Dans la majorité des genres, les faisceaux ligneux sont plus ou moins distincts les uns des autres, et sont alors reliés par une bande de sclérenchyme d'épaisseur variable, dont les éléments n'ont pas tous la même origine ; les uns ont une forme polyédrique et ne présentent pas, dans leur ensemble, d'orien-

tation spéciale; ce sont des cellules qui appartiennent aux rayons médullaires; les autres, de forme à peu près cubique, généralement de plus petite taille, sont disposés par files radiales très régulières; ils appartiennent sans contredit aux formations ligneuses secondaires de la tige.

On rencontre simultanément ces deux tissus (sclérenchyme médullaire et sclérenchyme secondaire) dans la plus grande partie des genres : dans les genres *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 13), *Cerinthe*, *Lycopsis*, *Borrago*, *Nonneu* (Pl. VII, fig. 43), on trouve en moyenne une assise de sclérenchyme médullaire et environ cinq assises de sclérenchyme secondaire; dans les genres *Cynoglossum*, *Asperugo*, trois à quatre assises de sclérenchyme médullaire et une épaisseur variable de sclérenchyme secondaire. Dans d'autres genres, l'un des deux tissus fait absolument défaut : dans les genres *Pulmonaria* (fig. 21) et *Myosotis*, il existe uniquement entre les faisceaux ligneux trois ou quatre assises de sclérenchyme médullaire; dans les genres *Lithospermum*, *Alkanna*, *Amsinkia*, *Anchusa*, les faisceaux du bois sont reliés par du sclérenchyme entièrement secondaire formé de quatre à cinq assises.

Dans le genre *Symphytum* (fig. 18), on peut observer une disposition un peu particulière : entre certains faisceaux, le parenchyme des rayons médullaires reste entièrement cellulosique, conserve son aspect primitif, de sorte que les faisceaux en question sont bien isolés; en d'autres points on peut voir que certains faisceaux sont reliés par une assise de sclérenchyme médullaire, enfin, entre d'autres faisceaux peut apparaître en outre une ou deux assises de sclérenchyme secondaire; si bien que dans ces conditions, l'anneau ligneux est absolument discontinu et que les faisceaux sont reliés par des bandes de tissu très inégales comme épaisseur. Dans le sclérenchyme secondaire qui sépare les faisceaux, il est très rare de noter la présence de vaisseaux du bois; il n'y a guère que le genre *Nonnea* (Pl. III, fig. 4) qui présente cette particularité, et encore, les vaisseaux

en question sont-ils très peu nombreux à un même niveau dans la tige.

Le bois affecte donc de la sorte l'aspect d'un anneau d'épaisseur assez inégale. Cette épaisseur est assez considérable chez certains genres (*Alkanna*, *Echium*), très faible chez certains autres (*Omphalodes*, *Myosotis*, *Pulmonaria*).

a) *Bois primaire et métaxylème.* — Les éléments du bois primaire les plus internes sont, dans la généralité des cas, complètement déformés. Sous l'influence de la pression exercée par la croissance des tissus environnants, leur lumière s'est réduite, souvent même a complètement disparu. Chez quelques-uns, c'est la paroi elle-même qui disparaît, si bien qu'il ne subsiste absolument rien de ces vaisseaux primaires.

Dans certains genres, les vaisseaux de métaxylème sont de très gros calibre, et on remarque que leur nombre diminue quand leur taille augmente; dans ces mêmes genres. ils ont une forme cylindrique, et par conséquent leur coupe transversale est circulaire [*Symphytum* (fig. 18), *Anchusa*, *Nonnea* (fig. 4), *Asperugo*], ou bien leur forme est prismatique, et par conséquent leur coupe transversale est polygonale (*Lycopsis*, *Cerinthe*, *Borrago*). Le tissu qui entoure les éléments du bois primaire et du métaxylème est toujours cellulosique; il appartient en partie à la zone périmédullaire qui présente, suivant les différents genres, quelques variations de structure. Dans la généralité des cas, les cellules de cette zone n'ont pas d'orientation particulière; leurs parois sont presque toujours très minces [*Pulmonaria* (fig. 21)]; elles sont un peu épaissies dans les genres *Symphytum* (fig. 18), *Alkanna*, *Nonnea* (fig. 4), très épaissies dans le genre *Echium*. Dans quelques cas, les cellules du tissu conjonctif qui sépare les vaisseaux primaires et le métaxylème sont disposées en files radiales très nettes, [*Heliotropium* (fig. 19), *Lithospermum*].

Le développement du bois primaire, du métaxylème et de la zone périmédullaire n'est pas le même, sur une même

tige, suivant les différents faisceaux. Cette inégalité de développement est surtout remarquable sur une coupe de tige de *Pulmonaria*. Dans cet exemple, il est facile d'observer une différenciation un peu spéciale de la zone périmédullaire. Cette dernière forme un îlot cellulosique autour du bois primaire et du métaxylème comme c'est le cas général ; mais, de part et d'autre de cet îlot, et contre la partie profonde du bois secondaire, elle épaissit et sclérifie ses parois quelquefois incomplètement, et forme, au faisceau ligneux, une sorte de gaine qui va se confondre avec le sclérenchyme de l'intervalle des faisceaux.

b) *Bois secondaire*. — Dans tous les genres, le bois secondaire comprend, comme toujours, des vaisseaux et du sclérenchyme. En général, le nombre des vaisseaux de bois secondaire est plus grand dans la région centrale de chaque faisceau, que dans la région périphérique. Pour chaque faisceau, les vaisseaux du bois peuvent être répartis d'une façon très irrégulière au milieu du sclérenchyme [*Asperugo*, *Lycopsis*, *Pulmonaria* (fig. 21), *Nonnea* (Pl. VII, fig. 4)]; le plus souvent, ils sont disposés dans ce sclérenchyme en files radiales plus ou moins régulières. Les vaisseaux sont presque toujours de gros calibre, les genres *Alkanna*, *Omphalodes*, *Myosotis* font exception à cette règle. Quant au sclérenchyme, il n'offre rien de bien particulier; cependant, dans le genre *Cynoglossum*, ses cellules présentent une dimension beaucoup plus grande que dans tous les autres genres.

Bois du rhizome. — Nous avons déjà vu que dans le rhizome du *Symphytum tuberosum* (Pl. VIII, fig. 2), les faisceaux libéro-ligneux étaient extrêmement petits, proportionnellement au diamètre du rhizome. Dans chaque faisceau ligneux, on distingue facilement un ou plusieurs vaisseaux de bois primaire, quelques vaisseaux de métaxylème, et un ou plusieurs vaisseaux de bois secondaire. Tous ces vaisseaux sont à section polygonale.

Dans le genre *Pulmonaria*, la zone périmédullaire forme un anneau à peu près continu, les parois de ses éléments

sont un peu épaissies. On voit assez distinctement le bois primaire qui conserve son aspect normal, et subit des déformations beaucoup moindres que celui de la tige. Le métaxylème présente, ainsi que le bois secondaire, un épaississement considérable de la paroi de ses vaisseaux. Ces derniers, de forme cylindrique, ont des parois beaucoup plus épaisses que dans la tige. On ne distingue le bois secondaire du métaxylème que par l'orientation des éléments qui est radiale pour le premier, et quelconque pour le second. Le tissu qui sépare les unes des autres les files de bois secondaire reste toujours cellulosique.

Dans le rhizome d'*Omphalodes verna*, les faisceaux sont réunis par une bande de sclérenchyme, ce qui forme un anneau continu. Vers la région profonde de chaque faisceau existe un îlot souvent extrêmement petit, dans lequel on peut distinguer du tissu médullaire à petites cellules et des éléments de protoxylème et de métaxylème en très petit nombre. Le bois secondaire prend un grand développement, il est formé de files radiales de vaisseaux et de sclérenchyme.

Bois du pétiole. — Nous retrouvons, dans le pétiole, vers la région centrale de l'arc vasculaire, le tissu de la zone périmédullaire avec les caractères qu'il présente dans la tige.

Toutefois, l'épaississement des parois cellulaires n'a pas toujours lieu chez les mêmes genres.

Dans la majorité des cas, cet épaississement ne se produit pas ; on peut l'observer, cependant, dans les genres *Anchusa*, *Alkanna*, *Nonnea*, *Lithospermum*, *Pulmonaria* (Pl. VIII, fig. 3), *Echium*. Dans ces trois derniers genres, notamment, il est très considérable.

Dans ce tissu, il est facile de voir, comme dans la tige, certains des éléments du bois primaire extrêmement déformés, et présentant, fréquemment, une obturation complète de leur cavité.

Le métaxylème est formé d'éléments dont le nombre n'est pas très élevé ; ce sont des vaisseaux présentant à peu près

le même calibre, et disposés en une rangée dont l'orientation en arc de cercle correspond à la courbure du faisceau; tous les vaisseaux de la rangée sont régulièrement espacés, séparés les uns des autres par le tissu périmédullaire. C'est là la disposition que présentent tous les genres.

Dans les genres *Anchusa*, *Borrago*, *Symphytum*, les vaisseaux de métaxylème sont de très gros calibre.

Dans les genres *Echium*, *Asperugo*, *Lycopsis*, ces mêmes vaisseaux peuvent subir des déformations considérables.

Le bois secondaire est constitué, typiquement, par plusieurs files de vaisseaux d'égal calibre, séparées par du parenchyme cellulosique. Chaque file comprend deux à trois vaisseaux (*Cerinthe*), trois ou quatre vaisseaux (*Echinospermum*, *Lithospermum*, *Lycopsis*), quatre à cinq vaisseaux (*Alkanna*).

Dans quelques cas, la différenciation des vaisseaux, au lieu de se faire suivant des files bien distinctes, se fait d'une façon très irrégulière aux dépens du méristème secondaire issu de l'assise génératrice. Il en résulte la formation de files de vaisseaux interrompues de place en place par du tissu cellulosique, ou mieux d'une agglomération de vaisseaux disposés sans ordre apparent [*Symphytum*, *Pulmonaria* (Pl. VIII, fig. 3), *Cynoglossum*].

Dans les genres *Omphalodes* et *Asperugo*, le système ligneux secondaire possède une structure un peu spéciale : le bois secondaire comprend une zone interne et une zone externe; la zone interne est formée de files régulières de vaisseaux séparées les unes des autres par du tissu cellulosique; la zone externe comprend un plus grand nombre de files de vaisseaux, et le tissu qui sépare ces dernières est du sclérenchyme. Le calibre des vaisseaux de la zone interne est plus considérable que celui des vaisseaux de la zone externe.

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), tous les éléments du bois sont disposés suivant des files régulières, et ces files sont soit isolées, soit associées par deux. A la pointe de cha-

cune d'elles se trouve le bois primaire et les éléments se succèdent ensuite par ordre d'apparition; dans ces conditions, la distinction entre le métaxylème et le bois secondaire est très difficile à faire.

Moelle. — Nous aurons peu de choses à dire de la moelle; nous avons eu occasion de parler, à propos des faisceaux du bois, de la zone périmédullaire, et des rayons médullaires. La région médullaire proprement dite se distingue par la taille de ses cellules qui sont arrondies en coupe transversale, et qui laissent entre elles de nombreux méats triangulaires. Dans la généralité des cas, les parois de ces cellules restent minces. Cependant, elles s'épaississent quelquefois et on observe notamment dans le *Cynoglossum officinale* une sclérification totale de la moelle. Dans une autre espèce, le *Lithospermum fruticosum*, la sclérification de la moelle, au lieu d'être totale, n'est que partielle; et alors on peut voir au milieu du parenchyme médullaire, un ou plusieurs petits îlots de sclérenchyme, en des régions absolument quelconques, et formés tantôt d'une, tantôt de plusieurs cellules dont les parois se sont différenciées.

Dans beaucoup de genres, notamment dans les genres *Symphytum*, *Anchusa*, *Onosma*, *Nonnea*, les cellules de la région médullaire centrale se détruisent, et il en résulte une assez grande lacune qui occupe suivant son axe la tige dans une grande partie de sa hauteur.

STRUCTURE COMPARÉE DE LA TIGE ET DE LA RACINE

D'après ce qui précède, la racine et la tige présentent des types de structure bien différents. Mais, si nous prenons comme terme de comparaison une jeune tige, et que nous la coupions un peu au-dessus du collet, nous verrons que sa structure possède certains rapports avec celle de la racine. Sur une coupe de jeune *Cynoglossum officinale* (fig. 23), faite à ce niveau, nous constatons dans le parenchyme médullaire normal de la tige deux groupes de cellules (*pb*) dont

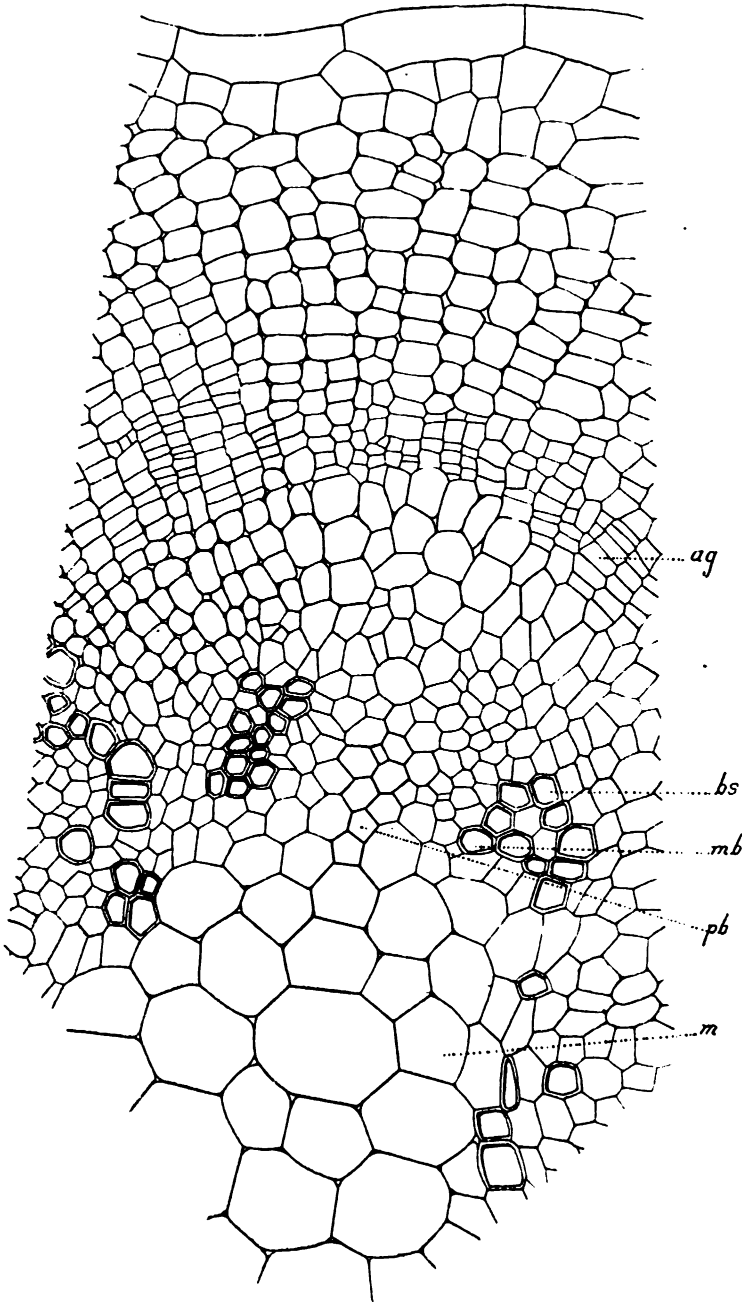


Fig. 23. — ***Cynoglossum officinale.*** **Coupe de jeune tige près du collet. —** ***ag*, assise génératrice; *bs*, bois secondaire; *mb*, métaxylème; *pb*, parenchyme dont les éléments sont orientés dans le sens du bois de la racine; *m*, moelle.**

les plus internes ont l'orientation et la forme des vaisseaux ligneux de la racine; si ces deux groupes étaient lignifiés, nous aurions une structure de racine, typique. De part et d'autre, le métaxylème s'est déjà passablement développé, et, abstraction faite alors des deux groupes dont nous venons de parler, la structure du cylindre central serait franchement superposée.

Sans aucun doute ces deux groupes sont dans le prolongement des éléments ligneux primaires de la racine. Nous avons donc là un dernier vestige de la structure alterne de la racine, dans la structure superposée de la tige.

CHAPITRE III

§ 1. — Feuille : Morphologie externe.

D'une façon générale, on peut dire que les feuilles des Borraginées affectent une forme lancéolée ; pour des raisons que nous expliquerons plus loin, nous choisirons comme type de feuille, pour chaque espèce, l'une de celles qui se développent à la base de la tige. Tout échantillon choisi dans ces conditions nous permettra d'observer la disposition morphologique suivante : le pétiole étroit au voisinage de la base s'élargit faiblement à partir d'un certain niveau ; cet élargissement continue progressivement pendant une certaine hauteur, si bien que l'on passe insensiblement du pétiole au limbe ; il est même impossible d'établir entre eux une limite rigoureusement exacte ; de cette disposition résulte nécessairement la forme lancéolée que nous avons indiquée au début de cette étude.

Le pétiole est canaliculé, c'est-à-dire creusé d'une gouttière dans le sens de sa longueur, à sa face supérieure. Dans certains cas (*Heliotropium currassavicum*), cette face supérieure devient entièrement plane. Le pétiole est le plus généralement ailé, c'est-à-dire pourvu d'expansions foliacées disposées latéralement, et de largeur souvent minime. Cependant, les ailes du pétiole font totalement défaut dans le genre *Heliotropium*.

La largeur du limbe est variable suivant les genres, et selon les variations en largeur, la feuille est plus ou moins lancéolée. Elle est très lancéolée dans les genres *Symphy-*

tum, *Anchusa*, *Borrago*, *Cynoglossum*, dans *Omphalodes verna*. Elle est moyennement lancéolée dans *Pulmonaria officinalis* (Pl. V, fig. 2), *Eritrichium nanum*, *Lithospermum purpureo-cœruleum*, enfin très peu lancéolée dans les autres genres.

Si l'on compare, dans une même espèce, les différentes feuilles d'un même échantillon, on peut voir qu'elles présentent des variations de forme extrêmement nettes. En remontant la tige depuis la base, on peut voir que les feuilles changent insensiblement de forme : le pétiole commence par diminuer de longueur, puis disparaît petit à petit, si bien que la feuille du sommet de la tige s'y insère directement par son limbe.

Mais nous avons déjà noté, à propos de la morphologie externe de la tige, la présence, sur cette même tige, de cannelures longitudinales; nous avons même remarqué que ces cannelures étaient dans le prolongement du bord libre de chacune des feuilles, nous en avons conclu que les feuilles étaient décurrentes, ce qui a été confirmé par l'étude anatomique de la tige.

En résumé chaque espèce comprend des feuilles de deux sortes, les unes entièrement libres, les autres plus ou moins décurrentes.

Les feuilles du genre *Heliotropium* font exception à cette règle générale, attendu que les feuilles même du sommet de la tige sont longuement pétiolées.

L'épaisseur du limbe de la feuille est assez variable ; toutefois, on ne peut se faire une idée exacte de l'épaisseur comparée des différents limbes que sur des coupes microscopiques. Nous nous en occuperons donc à propos de la morphologie interne de la feuille.

§ 2. — Feuille : Morphologie interne.

Nous avons eu occasion d'étudier, en même temps que celle de la tige, la structure anatomique du pétiole des Bor-

raginées. Nous bornerons donc notre étude au limbe de la feuille.

Nous connaissons déjà la structure des faisceaux de ce limbe : elle est la même que celle des faisceaux du pétiole, à cela près que le nombre des éléments qui constituent chaque faisceau va en diminuant progressivement jusqu'à l'extrémité des nervures de la feuille.

Épiderme. — 1° *Épiderme supérieur.* — Les cellules de l'épiderme sont pourvues d'une paroi externe en général peu épaisse, peu cutinisée. Dans les genres *Cerinthe*, *Alkanna*, *Lithospermum*, la cuticule présente une épaisseur assez considérable, et elle atteint son maximum dans la feuille de *Lithospermum fruticosum* (fig. 24). Au milieu des cellules de l'épiderme, se trouvent les mêmes poils que nous avons déjà étudiés à propos de la tige. La forme de ces cellules épidermiques peut être ramenée à deux types principaux : dans un premier groupe qui est représenté par la majorité des genres, les cellules présentent des contours sinueux extrêmement découpés, les sinuosités étant de forme et de taille très variable (*Omphalodes*, fig. 25); dans les genres *Amsinkia*, *Nonnea*, *Echium*, *Borrago*, *Lycopsis* (fig. 26), *Heliotropium*, *Erytrichium*, *Pulmonaria*, les cloisons des cellules épidermiques sont rectilignes ou légèrement courbes et chaque cellule affectant, dans son ensemble, la forme d'un prisme plus ou moins régulier.

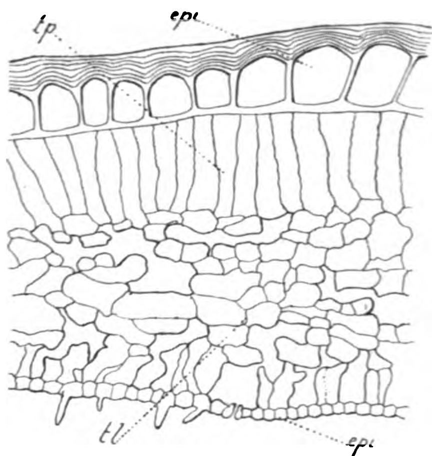


Fig. 24. — *Lithospermum fruticosum*. Coupe de feuille. — *épi*, épiderme; *tp*, tissu en palissade; *tl*, tissu lacuneux.

Les stomates sont en nombre assez variable suivant les

genres. Ils sont nombreux à la face supérieure des feuilles de *Amsinkia*, *Omphalodes* (fig. 25), *Lycopsis*, *Echinospermum*, *Borrago* (fig. 26), *Heliotropium*. Dans ce dernier genre en particulier, le nombre des stomates est énorme. Chez les autres genres, le nombre en est beaucoup moins considérable.

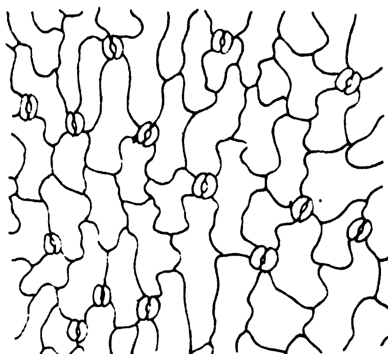


Fig. 25. — *Omphalodes linifolia*. Épiderme supérieur de la feuille.

2° *Épiderme inférieur*. — Les cellules de l'épiderme inférieur de la feuille présentent, à peu de différences près les mêmes caractères que celles de l'épiderme supérieur. Notons cependant que les contours des cellules sont à peu près toujours sinueux. Cependant, dans le genre *Eritrichium*, les cloisons latérales sont planes et les cellules affectent alors une forme prismatique. En outre, ces dernières ont en général une taille un peu plus réduite que celles de l'épiderme supérieur.

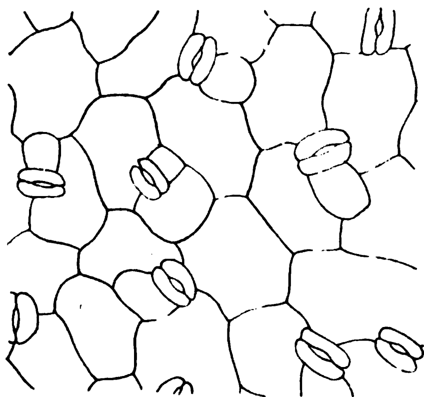


Fig. 26. — *Borrago officinalis*. Épiderme supérieur de la feuille.

Suivant la règle générale, le nombre de stomates est plus considérable qu'à la face supérieure de la feuille; cependant, dans les genres *Lithospermum*, *Lycopsis*, il existe à ce point de vue entre les deux faces très peu de différence.

Une particularité que l'on rencontre dans l'épiderme inférieur de *Pulmonaria* et de *Lithospermum purpureo-cæru-*

leum (fig. 27), mérite d'être signalée. Dans ces exemples, les contours des cellules sont sinueux, mais ces sinuosités ne sont pas à proprement parler des lignes courbes, ce sont plutôt des lignes brisées; en conséquence, chaque cellule comprend un certain nombre d'angles dont les uns sont en saillie et les autres rentrants. Lorsqu'on examine la paroi cellulaire interne au niveau de ces derniers, on remarque qu'elle est, à cet endroit même, le siège d'un petit épaississement en relief qui affecte toujours à peu près la même forme. Dans ces conditions, il existe en moyenne, pour chaque cellule, une demi-douzaine de petits épaississements de cette nature.

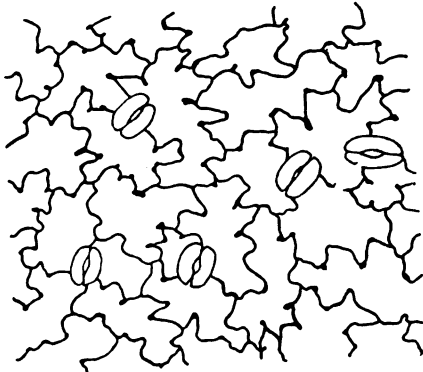


Fig. 27. — *Lithospermum purpureo-cæruleum*. Épiderme inférieur de la feuille.

Mésophylle. — 1° *Tissu en palissade.* — Le tissu en palissade occupe, possède dans la moitié des cas un développement égal à celui du tissu lacuneux. Dans les genres *Eritrichium*, *Cerinthe*, *Omphalodes*, *Nonnea*, *Cynoglossum*, il occupe seulement le tiers du mésophylle ; enfin, dans les genres *Borrago* et *Symphytum*, il en occupe seulement le quart.

Les cellules palissadiques sont en général disposées en une seule assise ; cependant, on peut les observer en deux assises superposées dans les genres *Amsinkia*, *Myosotis*, *Echinospermum*, *Pulmonaria*, *Echium*. Ces deux assises offrent en général le même aspect; notons que dans le genre *Echinospermum*, l'assise la plus interne fait très souvent défaut au niveau des nervures, et que, dans le genre *Pulmonaria* cette même assise interne comprend des lacunes énormes, en même temps que ses cellules sont moins allongées que les plus externes ; elle forme donc ici un tissu de

transition entre le tissu palissadique et le tissu lacuneux.

Les dimensions des cellules en palissade sont assez variables; ces dernières sont très allongées dans les genres *Heliotropium*, *Lycopsis*, *Anchusa*, où leur hauteur est huit fois égale à leur largeur. Cette hauteur diminue un peu dans les genres *Echium* et *Pulmonaria* où elle égale environ six fois la largeur.

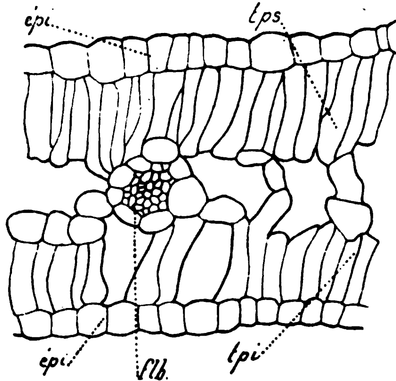


Fig. 28. — *Cerinthe aspera*. Coupe de feuille. — *épi*, épiderme; *tps*, tissu palissadique supérieur; *flb*, faisceau libéro-ligneux; *tpi*, tissu palissadique inférieur.

Ce rapport diminue dans les proportions de quatre à un chez les genres *Cerinthe* (fig. 28), *Omphalodes*, *Amsinkia*, de trois à un chez les genres *Echinospermum*, *Lithospermum*, *Eritrichium*, de deux à un chez les genres *Borrago*, *Cynoglossum*, *Myosotis*. Notons en dernier lieu que, dans le genre *Symphytum*, les cellules en palissade sont à peu près aussi hautes que larges, affectant alors une forme à peu près cubique.

2° *Tissu lacuneux.* — Le tissu lacuneux ne présente dans les feuilles de Borraginées aucun caractère particulier. Nous avons déjà vu qu'il présentait une épaisseur assez variable, comparativement au tissu en palissade. Il est en général formé de quatre à huit assises de cellules, assez peu régulières quoique présentant à peu près toutes la même taille.

Les lacunes que l'on rencontre entre ces cellules sont également de grandeur variable et, dans certains genres (*Pulmonaria*, *Amsinkia*), communiquent largement avec celles du tissu palissadique de la face supérieure.

C'est dans la région supérieure de ce tissu lacuneux que les petites nervures parcourent le limbe de la feuille.

3° *Tissu palissadique inférieur.* — Pour faire l'étude complète du mésophylle, il est nécessaire de dire quelques mots

d'un tissu qui fait défaut dans la plupart des genres, mais que l'on rencontre tout de même plus ou moins bien développé dans quelques cas; c'est le tissu palissadique inférieur. Si nous examinons, par exemple, la partie inférieure du mésophylle dans la feuille du *Lycopsis arvensis*, nous voyons qu'elle est constituée par des cellules légèrement allongées perpendiculairement à la surface de la feuille, assez riches en corps chlorophylliens, et laissant entre elles de nombreuses lacunes; l'orientation de ces cellules n'est pas toujours régulière, mais on ne peut guère nier qu'elles n'aient pas un grand nombre de caractères des cellules en palissade. C'est donc un tissu en palissade imparfait, puisqu'il présente en même temps un certain nombre des caractères du tissu lacuneux. Dans les feuilles d'*Asperugo*, on rencontre ce même tissu en palissade, plus net que dans le cas précédent. Les cellules qui le composent sont malgré tout moitié moins hautes que celles du tissu de la partie supérieure du mésophylle; il en est de même dans la feuille d'*Heliotropium*.

Enfin, dans les genres *Cerinthe* (fig. 28), *Omphalodes*, le tissu palissadique inférieur présente à peu près les mêmes caractères et les mêmes dimensions que le tissu palissadique inférieur. La seule différence que l'on puisse noter est la présence un peu plus fréquente de lacunes, dans le tissu inférieur.

L'épaisseur du limbe de la feuille varie entre certaines limites, mais ne dépasse pas en général un demi-millimètre. Le minimum d'épaisseur se rencontre dans les genres *Symphytum*, *Cerinthe*, *Eritrichium* où il dépasse à peine un dixième de millimètre; il atteint un huitième de millimètre d'épaisseur dans le *Lithospermum purpureo-cæruleum*, un sixième dans *Alkanna*, *Echium*, *Cynoglossum*, un cinquième dans *Amsinkia*, *Echinospermum*, *Heliotropium europæum*, de un cinquième à un quart dans *Myosotis*, *Omphalodes*, *Asperugo*, un tiers dans *Nonnea*, presque un demi dans *Borrago*, un demi dans *Pulmonaria*, *Lycopsis*, un peu plus d'un demi dans *Heliotropium curassavicum*.

CHAPITRE IV

GERMINATION.

Dans la famille des Borraginées, la germination présente pour chaque genre des caractères à peu près identiques, que l'on s'adresse soit à la morphologie externe, soit à la structure anatomique. Nous allons donc, dans deux paragraphes successifs, étudier d'abord les caractères morphologiques avec les quelques variations qu'ils peuvent présenter, en passant d'un genre à un autre ; nous terminerons par l'étude anatomique d'un type bien net dont nous comparerons les caractères à ceux des autres genres.

§ 1. — Germination : Morphologie externe.

La germination est, dans tous les cas, épigée. Au bout d'un temps, qui varie en général entre quinze jours et trois semaines, on voit sortir de terre un petit organe recourbé en crosse qui n'est autre que l'axe hypocotylé. Cet axe ne tarde pas à s'allonger davantage, et, en même temps qu'il s'allonge, se redresse de manière à devenir rectiligne. Les cotylédons commencent alors à devenir nettement distincts et, primitivement appliqués l'un sur l'autre par leurs faces supérieures, ils s'épanouissent, se séparent, s'enrichissent de chlorophylle et acquièrent leur forme définitive. Jusqu'au moment de leur complet épanouissement, ils sont encore enfermés l'un et l'autre dans le tégument du fruit, incomplètement, il est vrai, car leurs dimensions sont devenues rapidement supérieures aux diamètres du fruit. Ce tégument est donc soulevé de terre par l'accroissement en lon-

gueur de la tigelle; il recouvre pendant quelque temps encore les deux cotylédons et parfois même subsiste plus ou moins longtemps à la partie terminale de l'une des feuilles cotylédonaires après complet épanouissement.

Dans certains cas, la germination ne s'opère pas d'une manière aussi simple : c'est ce que nous pourrons observer dans *Omphalodes verna* et dans *Pulmonaria officinalis*.

La première de ces deux plantes est cultivée par certains horticulteurs comme plante de jardin. Or, ces derniers ont complètement renoncé à la reproduire par semis, car les graines ne germaient pas; ils ont recours à la multiplication par boutures. Chez la Pulmonaire officinale, on constate un fait de nature identique : après avoir fait des semis de cette plante à plusieurs reprises, j'ai toujours remarqué que la germination n'avait pas lieu. Que faut-il en conclure? Ce fait m'a semblé pouvoir être rapproché d'un fait étudié récemment (1), et qui est relatif à la germination des graines d'Orchidées. Ces graines ne germent pas dans tous les terrains, mais seulement dans le sol où végètent les pieds dont elles proviennent : leur développement est lié à la présence d'un champignon (*Fusarium*) dans ce même sol. J'ai pensé qu'il pouvait en être de même pour le développement de la graine de *Pulmonaria*; et en cherchant avec soin dans une station où cette plante se trouvait en grande abondance, j'ai fini par trouver une jeune plantule que j'ai pu déterminer sans peine comme une plantule de *Pulmonaria* : le tégument du fruit recouvrait encore l'extrémité de l'un des deux cotylédons. Il semble donc que l'on puisse tirer, au sujet de la germination de cette plante, les mêmes conclusions que pour celle des Orchidées.

Il est difficile de donner la dimension exacte de l'axe hypocotylé. En effet, suivant les conditions de milieu, sa longueur varie d'une façon assez sensible. Dans tous les cas, elle est rarement inférieure à $1^{cm},5$, et rarement

(1) N. Bernard, *Rev. gén. de Bot.*, t. XIV, 1902.

supérieure à 5 centimètres. L'axe hypocotylé est généralement dépourvu de poils ; il est recouvert dans le genre *Symphytum* de petits poils extrêmement fins, à peine visibles à l'œil nu.

En général, les cotylédons sont semblables et de même dimension l'un que l'autre; dans certains cas, leur développement est un peu inégal (*Pulmonaria*). La forme des cotylédons est le plus souvent, en petit, la même que celle des feuilles de la base de la tige. Cependant, dans le genre *Amsinkia* (Pl. V, fig. 7) on observe une dérogation à cette règle ; chacune des deux feuilles cotylédonaires est formée de deux lobes égaux, chacun d'eux étant suffisamment aminci à sa base pour simuler un pétiole. Chez les autres genres, la forme est lancéolée (*Symphytum*, *Cynoglossum*) arrondie (*Myosotis*, *Omphalodes*, *Lithospermum*) et le plus souvent ovale (*Borrago*, *Nonnea*, *Cerinthe*, *Echinospermum*, *Anchusa*, *Echium* (Pl. V, fig. 6), *Pulmonaria*). La présence ou l'absence du pétiole cotylédonaire constitue également un caractère différentiel des divers genres ; ainsi, ce dernier est de longueur appréciable dans les genres *Symphytum*, *Lithospermum* et *Pulmonaria*; il est de longueur un peu moindre dans *Cynoglossum* (Pl. V, fig. 5), et extrêmement court dans la plupart des genres; on constate même dans les genres *Nonnea*, *Lycopsis* et *Anchusa*, l'absence du pétiole cotylédonaire.

La présence de poils n'est pas constante chez tous les genres. Ainsi, les cotylédons de *Cerinthe* et d'*Omphalodes* en sont complètement dépourvus; ceux de *Symphytum*, *Echium*, *Lithospermum*, *Amsinkia*, *Lycopsis* en sont garnis sur leur face supérieure seulement ; ceux de *Borrago*, *Echinospermum* et *Anchusa* en possèdent non seulement sur leur face supérieure, mais encore sur leurs bords ; les poils y sont disposés suivant une ligne très régulière ; enfin, dans les genres *Nonnea* et *Myosotis*, les feuilles cotylédonaires sont pourvues de poils sur leurs deux faces.

La nervation des feuilles cotylédonaires est toujours

très simple : dans le genre *Echinospermum*, elle se réduit à une seule nervure à peine visible ; dans la plupart des genres, de cette nervure médiane partent des ramifications latérales qui dans certains cas anastomosent leurs ramuscules terminaux au voisinage du bord de la feuille (*Anchusa*, *Lycopsis*) dans d'autres cas, se continuent le long du bord libre de la feuille pour aller s'anastomoser, par leurs ramuscules terminaux avec ceux de la nervure médiane à l'extrémité de la feuille (*Lithospermum, Echium*, *Myosotis*, *Cynoglossum*, *Borrago*).

L'apparition des radicelles sur la racine est en général à peu près contemporaine de l'apparition des premières feuilles de l'axe épicotylé.

§ 2. — Germination : Morphologie interne.

Pour l'étude anatomique de la germination, nous allons prendre comme type une plantule d'*Anchusa*. Nous comparerons ensuite aux coupes pratiquées dans cette plantule des coupes faites dans des plantules du même âge et développées dans les mêmes conditions, appartenant aux autres genres de la même famille.

Racine. — Nous avons déjà parlé de la racine, à propos de l'étude de la structure primaire. Il est donc inutile d'y revenir, d'autant que la structure de la jeune racine est à peu près identiquement la même pour tous les genres.

Axe hypocotylé. — 1° *Épiderme.* — Examinons maintenant quelques coupes faites dans l'axe hypocotylé.

L'épiderme présente à peu près les mêmes caractères dans toute son étendue. Il est formé de petites cellules à parois minces, très régulièrement disposées et très régulières. Les poils épidermiques sont assez peu nombreux ; leur nombre augmente, cependant, au voisinage de l'insertion des feuilles cotylédonaires, et atteint son maximum dans le genre *Heliotropium*.

2° *Écorce.* — L'écorce présente également peu de

caractères bien remarquables. Son épaisseur est sensiblement la même dans tous les genres et augmente brusquement, dans la région du collet, en passant de la racine à l'axe hypocotylé. Les cellules dont elle est formée sont polyédriques et très régulières. L'endoderme ne présente rien de particulier.

3° *Cylindre central.* — Le cylindre central ne possède pas la même forme suivant les différents niveaux auxquels on l'observe. Arrondi jusqu'au milieu de la hauteur de l'axe hypocotylé, il prend, à partir de ce niveau, un contour ovale qui s'accentue au fur et à mesure que l'on s'approche des cotylédons. Le grand axe de cette ellipse passe par les deux faisceaux du bois. Cette disposition s'observe dans presque tous les genres.

Dans le genre *Myosotis*, cependant, le cylindre central est cylindrique dans toute sa hauteur, et dans le genre *Heliotropium*, le grand axe de l'ellipse passe, non plus par les deux faisceaux du bois, mais par les deux faisceaux du liber.

Bois primaire. — La structure binaire de la racine se poursuit quelque temps encore dans l'axe hypocotylé. Sur une coupe passant par le collet, nous voyons les deux faisceaux de bois primaire réunis par leur région centrale, formant ce que nous appellerons la lame vasculaire ligneuse primaire. Cette lame vasculaire ligneuse (*b*, Pl. VIII, fig. 1) renferme en son milieu un ou deux vaisseaux de très gros calibre ; ses deux extrémités comprennent une file de vaisseaux de plus en plus petits au fur et à mesure que l'on se rapproche du péricycle. Les rayons médullaires réunis par paire séparent la lame ligneuse du liber et sont, à ce niveau, entièrement cellulosiques.

A un niveau un peu plus élevé, c'est-à-dire environ vers le quart de la hauteur de l'axe hypocotylé, l'aspect n'est plus le même. Les vaisseaux de bois qui présentent le plus petit calibre, c'est-à-dire ceux qui sont les plus extérieurs ne sont plus différenciés : la lame ligneuse est donc réduite

à une file de gros vaisseaux, séparée du péricycle par de petits vaisseaux non différenciés. En outre les cellules des rayons médullaires qui avoisinent la région centrale prennent un grand développement et atteignent à peu près la taille des plus gros vaisseaux de bois; celles au contraire qui sont situées à la face interne du liber, au lieu de croître en dimensions, croissent en nombre; la région médullaire intralibérienne est donc représentée par un méristème qui est le siège d'un cloisonnement très actif, et dont les cloisons sont situées dans le sens tangentiel.

Une coupe faite au milieu de l'axe hypocotylé nous offre l'aspect suivant (Pl. IX, fig. 3) : les plus petits vaisseaux de bois primaire non seulement ne sont plus différenciés, mais encore sont complètement déformés. Les plus gros vaisseaux primaires ont conservé leur forme, mais ont diminué de taille. En outre les cellules médullaires juxta-ligneuses dont les dimensions s'étaient déjà fortement accrues, commencent à lignifier leurs parois : telle est la première apparition du métaxylème. Il en résulte que tout en ayant encore à ce moment une structure de racine, on pourrait cependant, à la rigueur, interpréter cette structure comme structure de tige si l'on ne tenait pas compte du développement : en effet, ce qui saute aux yeux au premier abord, c'est cet anneau de bois (*b*) et de métaxylème (*mb*) situé à l'intérieur d'un anneau de liber (*l*) et séparé de ce dernier par du méristème.

Avant d'étudier la structure à un niveau plus élevé, il importe de comparer, au point de vue du développement, la moelle que nous voyions à la base, et celle que nous pouvons observer maintenant. En les comparant l'une à l'autre, nous voyons que, non seulement elles ne sont pas situées dans le prolongement l'une de l'autre, mais encore que l'une est apparue en tant que moelle, alors que l'autre a complètement disparu en qualité de tissu non différencié. En effet, la moelle que nous avons étudiée dans la région du collet s'est différenciée au milieu de l'axe hypocotylé en méristème

générateur et métaxylème : d'où disparition complète en tant que moelle. Vers ce même niveau, une partie du bois primaire se prolonge par du tissu non différencié qui va prendre une extension de plus en plus considérable au fur et à mesure que l'on s'élève; cette moelle a donc pour origine le bois primaire.

Vers les trois quarts de la hauteur de l'axe hypocotylé (Pl. IX, fig. 4), nous voyons au centre une moelle bien nette contenant dans ses deux régions extrêmes les derniers vestiges de vaisseaux de bois primaire complètement déformés. De chaque côté de ces vaisseaux un îlot de bois primaire et de métaxylème *mb*) situé à la face interne du liber. Ce bois et le liber correspondant forment à la vérité un réel faisceau libéro-ligneux. On voit de la sorte quatre faisceaux libéro-ligneux qui s'agencent par paire pour former les deux faisceaux cotylédonaires. Ces derniers, formés ainsi de deux demi-faisceaux, possèdent pendant longtemps un sillon médian qui permet de délimiter chacun des faisceaux qui les a formés.

En résumé, voici ce que nous avons constaté du collet au sommet de l'axe hypocotylé.

1° Structure de racine, lame ligneuse, rayons médullaires cellulosiques (Pl. IX, fig. 1).

2° Les cellules médullaires juxta-ligneuses s'accroissent, et les cellules médullaires juxta-libériennes se cloisonnent (P. IX, fig. 2).

3° Les plus petits des vaisseaux primaires ne sont plus différenciés. Les cellules médullaires juxta-ligneuses se différencient en métaxylème (Pl. IX, fig. 3).

4° Une partie du bois primaire qui n'est plus différencié se déforme dans un parenchyme cellulosique. Les vaisseaux du bois se groupent en quatre îlots (Pl. IX, fig. 4).

5° A la base des cotylédons, les îlots vasculaires s'organisent en deux groupes dont chacun constituera un faisceau cotylédonaire (Pl. IX, fig. 5).

Ces transformations qui s'observent dans le genre

Echium sont à peu près les mêmes dans les autres genres. Les quelques différences que l'on peut y observer sont dues principalement à ce que les changements ne s'opèrent pas toujours au même niveau.

Dans le genre *Anchusa* par exemple, il faut monter beaucoup plus haut pour observer l'apparition du métaxylème et la disparition des petits vaisseaux primaires. Dans le genre *Cerinthe*, au contraire, le métaxylème apparaît à une distance très petite du collet.

Enfin, dans certains cas, le bois, au lieu de se diviser en quatre îlots distincts, s'organise par groupes de deux îlots soudés dont chacun est destiné au cotylédon correspondant : telle est la disposition que l'on observe dans les genres *Omphalodes*, *Lithospermum*, *Lycopsis*, *Myosotis*.

Tels sont les faits qui résultent de l'étude de coupes en série faites dans l'axe hypocotylé des plantes de cette famille. Ils permettent de constater les échelons qui existent dans les éléments vasculaires de la plantule et de faire ressortir combien la vascularisation est plus complète et plus parfaite, au sommet de l'axe hypocotylé.

CONCLUSIONS

En quelques mots, nous allons résumer les résultats qui nous ont été fournis par cette étude, en mettant en relief les caractères anatomiques inféressants que présentent les divers types des Borraginées européennes.

Parmi les espèces vivaces, il n'y en a qu'un petit nombre présentant un rhizome (*Pulmonaria*, *Symphytum tuberosum*, *Omphalodes verna*). Dans la plupart des cas, la racine reste en continuité avec la partie basilaire de la tige qui est souterraine, vivace, et porte des bourgeons destinés à donner des rameaux florifères (*Echium* par exemple).

La structure primaire de la racine diffère peu du type classique ; elle est toujours à deux faisceaux dans la racine d'une plantule ; elle comprend, dans les racines adventives des rhizomes, généralement cinq ou six faisceaux (*Pulmonaria*, *Omphalodes verna*), quelquefois de six à douze, dans les mêmes types, rarement deux faisceaux (*Symphytum tuberosum*). L'écorce dans les racines adventives est toujours très épaisse.

Les formations secondaires de la racine principale et des radicelles apparaissent de bonne heure. Les formations subéro-phellodermiques, toujours développées aux dépens du péricycle sont peu épaisses, mais ne font presque jamais défaut. Les formations secondaires libéro-ligneuses constituent rarement un massif compact (*Omphalodes linifolia*). Le plus souvent elles sont segmentées par des zones de cellules, qui ne se sont pas différenciées en tissu conducteur, soit en zones concentriques (*Amsinkia*), soit en lames distinctes (*Symphytum*), soit en lames unies par leur région interne (*Anchusa*).

Au contraire, dans les racines adventives des rhizomes, les formations subéro-phellodermiques n'apparaissent que très tard et font le plus généralement défaut; les formations secondaires libéro-ligneuses sont relativement peu développées dans ces mêmes racines (*Pulmonaria*).

Dans les racines adventives (*Pulmonaria*), la moelle conserve, même après l'apparition des tissus secondaires, l'aspect qu'elle avait au début, à cela près qu'entre les faisceaux ligneux et libériens primaires se sont développés un grand nombre de vaisseaux. La racine principale et les radicelles peuvent présenter, si la sclérification n'a pas été générale, du tissu cellulosique au voisinage du bois primaire, du bois primaire de seconde formation et du bois secondaire ; le cloisonnement de ce parenchyme, dans l'intervalle des deux faisceaux primaires a pu être assez actif pour les éloigner l'un de l'autre; les éléments de ce parenchyme sont disposés sans ordre.

La tige aérienne des Borraginées est généralement annuelle. Dans quelques cas (*Cerinthe*), la surface de la tige est lisse. Mais, le plus souvent, on y remarque des cannelures longitudinales (*Lycopsis*) dans le prolongement desquelles se détache le bord du limbe de chaque feuille. Dans le *Symphytum officinale*, les cannelures portent des ailes foliacées.

L'épiderme de la tige est rarement dépourvu de poils (*Cerinthe*, *Omphalodes linifolia*). Le plus souvent il en présente un très grand nombre que l'on peut répartir en trois groupes bien distincts : 1° poils simples (*Symphytum*); 2° poils enchâssés dans une rosette de cellules épidermiques fortement accrues (*Nonnea*, *Lycopsis*) ; 3° poils pluricellulaires, à cellule terminale sphérique (*Alkanna*).

La structure de l'écorce varie souvent, dans la même tige. Quand il y a des cannelures, l'écorce est formée de collenchyme correspondant à chacune d'elles (*Lycopsis*) ; entre les cannelures, on trouve à peu près dans toutes les espèces un tissu sous-épidermique rempli de lacunes et formé de

cellules lâchement unies. Dans le genre *Heliotropium*, où l'on ne rencontre pas de collenchyme sous-épidermique, on constate, dans l'écorce de la tige, la présence d'un tissu palissadique très régulier. Le parenchyme du pétiole offre à peu de différences près les mêmes caractères. On y trouve souvent deux cordons de collenchyme latéraux, faisant suite à ceux des cannelures de la tige, un autre cordon de collenchyme le long de la face inférieure (*Pulmonaria*, *Cynoglossum*, *Lycopsis*), enfin deux autres cordons de collenchyme, l'un le long de la face supérieure et l'autre le long de la face inférieure dans les genres *Lithospermum*, *Nonnea*, *Anchusa*.

Dans le genre *Heliotropium*, le péricycle de la tige comprend un certain nombre de fibres que l'on ne retrouve pas dans le pétiole.

Les faisceaux libéro-ligneux sont ou bien soudés latéralement les uns aux autres en un anneau continu (*Borrago*, *Anchusa*, *Cynoglossum*), ou bien nettement distincts les uns des autres, et séparés par une bande de tissu cellulosique qui finit quelquefois par se sclérifier (*Symphytum*, *Pulmonaria*, *Myosotis*). Dans le pétiole, et dans le rhizome, les faisceaux sont toujours isolés les uns des autres ; le nombre des faisceaux pétiolaires varie de trois (*Amsinkia*) à une douzaine (*Echinospermum*).

On peut observer facilement le liber primaire, même dans une tige qui a achevé son développement, quoique les éléments en aient été un peu modifiés. Les tubes criblés sont écrasés et leur lumière obturée ; en outre les cellules libériennes ont épaissi leurs parois, particulièrement dans les genres *Asperugo*, *Symphytum*, *Nonnea*.

Le métaphloème est très abondant dans les genres *Pulmonaria*, *Omphalodes*, *Myosotis*.

Quant au liber secondaire, il est représenté par une zone annulaire de faible épaisseur (*Lycopsis*, *Amsinkia*), ou d'épaisseur considérable (*Anchusa sempervirens*).

Les vaisseaux du bois primaire sont complètement défor-

més. Ils sont situés au milieu d'un parenchyme dont les cellules ont épaissi leurs parois et qui vers l'intérieur correspond à la zone périmédullaire. C'est cet ensemble qui avait été décrit à tort par certains auteurs comme du liber interne.

Le bois secondaire comprend des vaisseaux presque toujours de gros calibre; cependant les genres *Alkanna*, *Omphalodes*, *Myosotis* font exception à cette règle. Ces vaisseaux sont généralement alignés en files régulières, mais cette régularité disparaît dans les genres *Pulmonaria*, *Lycopsis*, *Nonnea*.

Les rhizomes de *Pulmonaria officinalis* et de *Symphytum tuberosum* présentent des structures tout à fait différentes : dans le premier cas, les éléments libériens et ligneux sont très développés; dans le second, au contraire, ils sont extrêmement réduits.

La moelle, à grandes cellules, est quelquefois sclérifiée partiellement (*Lithospermum purpureo-cœruleum*) ou totalement (*Cynoglossum officinale*).

L'épiderme de la feuille est identique à celui de la tige; les cellules qui le forment ont des contours tantôt sinueux (*Omphalodes*), tantôt rectilignes (*Borrago*, *Heliotropium*).

Le mésophylle comprend généralement une seule assise de cellules en palissade, quelquefois deux (*Myosotis*, *Pulmonaria*, *Echium*). Enfin il n'est pas rare (*Lycopsis*) de trouver du côté de la face inférieure une seconde couche de tissu en palissade.

La germination est toujours épigée. Elle offre dans tous les genres à peu près les mêmes caractères, et il n'y a guère de différence que pour la taille et les dimensions relatives des plantules. Dans un cas (*Amsinkia*), les cotylédons s'écartent du type normal, ils sont bifides; dans les autres genres, ils sont lancéolés (*Symphytum*), ovales (*Borrago*), arrondis (*Myosotis*, *Omphalodes*).

Le liber et le bois primaires présentent le même aspect

dans la racine et dans la moitié inférieure de l'axe hypocotylé. A partir de ce niveau chaque faisceau libérien se divise en deux et les plus petits des éléments du bois s'atrophient au milieu du parenchyme cellulosique. En outre de nouveaux vaisseaux se différencient dans le méristème qui sépare le bois du liber; ces vaisseaux, répartis sans ordre au milieu de l'axe hypocotylé, s'orientent un peu plus haut suivant des files à peu près régulières, à différenciation nettement centrifuge. En même temps, les vaisseaux du bois se groupent en quatre îlots dont chacun se trouve accolé à la face interne d'un demi faisceau libérien, constituant quatre faisceaux libéro-ligneux. Ces faisceaux libéro-ligneux se rendent, par groupe de deux, dans chaque cotylédon.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau et au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne.

J'exprime à M. Gaston Bonnier, tous mes remercîments pour les bienveillants conseils et les encouragements qu'il n'acessé de me prodiguer, et je le prie d'agréer le témoignage de ma profonde reconnaissance. J'adresse également mes plus vifs remercîments à M. Léon Dufour, directeur adjoint du Laboratoire de Fontainebleau, qui, avec sa bienveillance habituelle, m'a donné de si précieux conseils.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES

ag, assise génératrice ; *b*, bois ; *bs*, bois secondaire ; *col*, collenchyme ; *end*, endoderme ; *épi*, épiderme ; *l*, liber ; *ls*, liber secondaire ; *m*, moelle ; *mb*, métaxylème ; *ml*, métaphloème ; *p*, péricycle.

PLANCHE V

Fig. 1. — *Symphytum tuberosum*. Rhizome avec ses racines adventives.
Fig. 2. — *Pulmonaria officinalis*. Jeune pied issu d'un bourgeon développé sur une racine adventive.
Fig. 3. — Tige de *Symphytum tuberosum* avec ses cannelures.
Fig. 4. — Tige de *Lycopsis arvensis* avec ses cannelures.
Fig. 5. — Plantule de *Cynoglossum officinale*.
Fig. 6. — Plantule d'*Echium vulgare*.
Fig. 7. — Plantule d'*Amsinkia angustifolia*.

PLANCHE VI

Fig. 1. — *Borrago officinalis*. Coupe de racine.
Fig. 2. — *Symphytum officinale*. Coupe de racine.

PLANCHE VII

Fig. 1. — *Omphalodes linifolia*. Coupe de tige.
Fig. 2. — *Omphalodes linifolia*. Faisceau pétiolaire médian.
Fig. 3. — *Borrago officinalis*. Poil épidermique du pétiole.
Fig. 4. — *Nonnea lutea*. Poil épidermique de la tige.
Fig. 5. — *Myosotis palustris*. Écorce de la tige avec lacunes.

PLANCHE VIII

Fig. 1. — *Pulmonaria officinalis*. Faisceau libéro-ligneux du rhizome.
Fig. 2. — *Symphytum tuberosum*. Faisceau libéro-ligneux du rhizome.
Fig. 3. — *Pulmonaria officinalis*. Faisceau pétiolaire médian.
Fig. 4. — *Pulmonaria officinalis*. Faisceau pétiolaire marginal.

PLANCHE IX

Fig. 1. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule au niveau du collet.
Fig. 2. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule à un quart de la hauteur de l'axe hypocotylé.
Fig. 3. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule au milieu de l'axe hypocotylé.
Fig. 4. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule aux trois quarts de l'axe hypocotylé.
Fig. 5. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule au niveau de l'insertion des cotylédons.

SUR L'HYPOSTASE

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Dans les Endoprothallées qui composent le vaste embranchement des Stigmatées ou Digames, l'unique macrodiode formée, en définitive, dans le macrodiodange germe sur place, comme on sait, et produit un prothalle femelle composé de sept cellules seulement, mais profondément différenciées : trois en haut, l'oosphère et les deux synergides, trois en bas, les antipodes, et une au milieu, plus grande que les six autres, la mésocyste. En même temps, dans le tissu sous-jacent à ce prothalle femelle et à peu de distance de sa base, c'est-à-dire des antipodes, se différencie une lame transversale de cellules ordinairement isodiamétriques, qui, sans épaissir beaucoup leurs membranes, les lignifient fortement; aussi prend-elle, par la fuchsine, le vert d'iode et les autres colorants de la lignine, une coloration intense.

Toujours à contour circulaire, cette lame lignifiée est plus ou moins large et plus ou moins épaisse. Sa forme est aussi très variée. Le plus souvent, elle est concave vers le haut, de manière à entourer la base du prothalle femelle, en formant une cupule, dont les bords peuvent se relever peu, en soucoupe, ou davantage, en verre à boire, ou même se prolonger beaucoup vers le haut, en tube ou en doigt de gant. Ailleurs, elle demeure plane, en forme de disque, tantôt mince, tantôt épaissi en billot ou plus fortement, en colonne. Ailleurs encore, elle prend en même temps ces deux formes extrêmes, et c'est une colonne à sommet excavé en forme de dé à coudre. Dans tous les cas, son rôle est, après la forma-

tion simultanée de l'œuf et du trophime, d'arrêter vers le bas, en lui opposant par son indigestibilité un obstacle infranchissable, la croissance simultanée de l'albumen issu du trophime et de l'embryon issu de l'œuf, croissance qui se trouve ainsi tout entière et nécessairement reportée vers le haut.

C'est en 1893 que j'ai appelé pour la première fois, à propos des Loranthinées, l'attention des botanistes sur cette lame lignifiée et sur son rôle (1). Depuis, je l'ai signalée à bien des reprises dans les plantes les plus différentes du groupe des Inovulées, en montrant que sa conformation varie suivant les genres et peut servir à les caractériser.

En raison de sa forme la plus ordinaire, je me suis borné pendant longtemps à la désigner sous le nom de *cupule lignifiée*. L'ayant rencontrée aussi, dans mes recherches ultérieures, chez un très grand nombre de plantes appartenant aux familles les plus diverses du groupe des Ovulées, j'ai pensé que son existence, sinon générale, du moins extrêmement fréquente, lui méritait bien une dénomination spéciale, qui fût indépendante des nombreuses variations de sa forme et applicable à tous les cas, et je l'ai désignée, à cause de son rôle toujours le même, sous le nom de *hypostase* (2).

Signaler les principales modifications de forme et de situation que l'hypostase subit, d'abord dans le pistil et dans l'ovule, plus tard dans le fruit et dans la graine, chez les Stigmatées ou Digames : tel est le double objet du présent travail. Les principaux résultats en ont été publiés ailleurs dans deux Notes préliminaires (3); on les réunit ici en les complétant.

(1) Ph. van Tieghem, *Sur la structure de la fleur des Nuytsia et Gaiadendron, comparée à celle des Loranthacées parasites* (Bull. de la Soc. bot., XL, p. 347, 8 décembre 1893).

(2) De ὑπό, dessous, et στάσις, arrêt.

(3) Ph. van Tieghem, *L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa situation et sa forme variables* (Bulletin du Muséum, VII, p. 412, décembre 1901). — *L'hypostase dans le fruit et dans la graine* (Ibid., VIII, p. 43, janvier 1902).

I

L'HYPOSTASE DANS LE PISTIL ET DANS L'OVULE

Au point de vue de l'ovule, les Stigmatées ou Digames se partagent, comme on sait en sept groupes ou ordres : les Inovulées innucellées, les Inovulées nucellées, les Ovulées innucellées, les Perpariétées unitegminées et bitegminées, les Transpariétées unitegminées et bitegminées (1), qu'il convient d'examiner séparément.

1. *Inovulées innucellées.* — Toujours concrescent avec les verticilles externes, ce qui rend l'ovaire infère, le pistil des Inovulées sans nucelle, ou Loranthinées, offre, suivant les familles, deux organisations différentes. Chez les Viscacées, les Loranthacées et les Dendrophthoacées, il est formé de carpelles ouverts, concrescents bord à bord de manière à circonscrire dans la région inférieure une loge centrale, bientôt oblitérée; en un mot, l'ovaire infère y est uniloculaire. Chez les Treubaniacées, les Gaïadendracées et les Élytranthacées, il est formé de carpelles fermés chacun pour son compte, concrescents ensemble latéralement et au centre, de manière à circonscrire dans la région inférieure autant de petites loges, bientôt oblitérées; en un mot, l'ovaire infère y est pluriloculaire.

Dans le premier groupe de familles, c'est sous l'épiderme occupant le fond de la loge centrale oblitérée que se développent côte à côte d'abord plusieurs cellules mères produisant chacune une seule macrodiode définitive, puis tout autant de prothalles femelles issus de la germination sur place de ces macrodiodes. C'est immédiatemeut au-dessous de ces prothalles femelles, dans la base commune des carpelles, que se différencie l'hypostase. Commune à tous les

(1) Voy. à ce sujet : Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot. XIV, p. 292, 1901).

prothalles femelles, unique par conséquent dans le pistil, elle y prend une dimension relativement grande et s'aperçoit à l'œil nu sur les coupes, surtout après coloration en rouge ou en vert par la fuchsine ou le vert d'iode. Sa présence est constante à cet endroit dans toute l'étendue de ce groupe. Elle y est située plus ou moins haut dans le massif formé par la concrescence des verticilles floraux : à la base même, au quart, à la moitié et même aux trois quarts de la longueur, témoignant ainsi que la loge ovarienne, dont elle accuse toujours la base, commence pareillement plus ou moins haut dans ce massif. Sa forme aussi est très diverse et offre toutes les modifications indiquées plus haut. Forme et situation varient d'ailleurs dans la même famille suivant les genres, qu'elles peuvent contribuer à définir. Ce n'est pas ici le lieu d'entrer plus avant dans le détail de ces modifications.

Dans le second groupe de familles, c'est sous l'épiderme du fond de chaque loge oblitérée que se développe d'abord une seule cellule mère produisant une seule macrodiode définitive, puis un seul prothalle femelle issu de la germination de cette macrodiode. Il se forme donc ici côte à côte exactement autant de prothalles femelles qu'il y a de loges à l'ovaire. Immédiatement au-dessous de ces prothalles se différencie une hypostase commune à tous, unique par conséquent dans le pistil, de grande dimension et visible à l'œil nu sur les coupes, comme dans le groupe précédent. Sa présence y est aussi constante à cet endroit. Mais, ici, sa position et sa forme varient peu. Partout, elle commence très bas et s'allonge beaucoup vers le haut, en forme de tube ou de doigt de gant, enveloppant ainsi les prothalles femelles aussi bien sur les flancs qu'à leur base.

Qu'il s'agisse de l'un ou de l'autre groupe de familles, l'hypostase se retrouve donc chez toutes les Loranthinées, et c'est sa constance, jointe à sa grande dimension, qui explique qu'elle ait été découverte tout d'abord dans ces plantes.

2. *Inovulées nucellées*. — Le pistil des Inovulées nucellées, ou Anthobolinées, est toujours formé de carpelles ouverts et concrescents bord à bord, de manière à circonscrire dans leur région inférieure une loge centrale unique; en un mot, l'ovaire y est toujours uniloculaire. Mais il offre cependant deux organisations différentes. Tantôt, un seul des carpelles qui le constituent produit à sa base un nucelle, qui remplit toute la loge; les autres sont stériles; le pistil est donc uninucellé. C'est le cas des Anthobolacées. Tantôt, et bien plus fréquemment, chaque carpelle constitutif du pistil forme à sa base un nucelle; le pistil est plurinucellé. Comme les carpelles qui les portent, ces nucelles juxtaposés sont alors concrescents entre eux dans toute leur longueur, de manière à former un massif conique qui remplit toute la loge ovarienne. Dans ce massif se différencient d'abord, sous l'épiderme et en face des carpelles, tout autant de cellules mères de macrodiodes et se forment plus tard tout autant de prothalles femelles que le pistil compte de carpelles : deux dans les Ginallacées et les Arceuthobiacées, six dans les Nuytsiacées.

Chez les Nuytsiacées, au-dessous de ce nucelle composé, dans la base commune des carpelles, se différencie une hypostase en forme de coupe. De même, dans la tribu des Phoradendrées de la famille des Ginallacées, une hypostase en cupule se forme au-dessous du nucelle composé. Mais je n'en ai pas observé jusqu'à présent dans la tribu des Ginallées, ni dans la famille des Arceuthobiacées. Je n'en ai pas aperçu non plus au-dessous du nucelle simple des Anthobolacées.

L'hypostase n'offre donc pas, chez les Anthobolinées, la même généralité que chez les Loranthinées. Mais quand elle existe, comme elle est unique dans le pistil et commune à tous les nucelles quand il y en a plusieurs, elle y acquiert une grande dimension et s'aperçoit à l'œil nu sur les coupes colorées, aussi facilement que chez les Loranthinées.

3. *Ovulées innucellées*. — Dans aucune des familles qui

composent, au nombre de treize aujourd'hui, l'ordre des Ovulées innucellées ou Santalinées, je n'ai aperçu jusqu'à présent d'hypostase, ni dans l'ovule, ni dans le placente qui le porte, ni dans le reste du pistil. Aussi voit-on souvent dans ce groupe, et le fait est connu depuis longtemps chez les Santals (*Santalum*), le prothalle femelle s'allonger vers le bas, sortir de l'ovule et pénétrer dans le placente, dans l'intérieur duquel il descend plus ou moins loin. Chemin faisant, il attaque et digère, pour s'en nourrir, le tissu qu'il traverse, à la façon d'un parasite. Cet allongement basilaire du prothalle femelle, en forme de suçoir, quand l'hypostase manque, fait mieux comprendre son rôle quand elle existe, rôle qui est précisément d'opposer un obstacle infranchissable à un pareil allongement, à une pareille nutrition parasitaire par le bas.

4. *Perpariétées unitegminées et bitegminées.* — Chez un très grand nombre d'Ovulées nucellées, le nucelle est volumineux et persiste, tout autour de la macrodiode et plus tard du prothalle femelle qu'elle engendre, jusqu'au moment de la formation de l'œuf et du trophime. En d'autres termes, la paroi du macrodiodange ne se détruit pas pour mettre à nu le prothalle femelle et, par conséquent, le tube prothallien mâle devra percer cette paroi au sommet et en traverser toute l'épaisseur pour accéder à l'oosphère et au trophime. Aussi ces plantes sont-elles dites *pernucellées* ou *perpariétées* (1). Suivant que le tégument qui enveloppe le nucelle est simple ou double, elles forment, chez les Dicotyles, deux ordres distincts : les *Perpariétées unitegminées*, ou *Corylinées*, et les *Perpariétées bitegminées*, ou *Renonculinées*, le second beaucoup plus vaste que le premier.

Qu'il y ait un ou deux téguments, la chose est indifférente au point de vue de l'hypostase, qui se différencie toujours dans le nucelle. On peut donc, sous ce rapport, traiter en bloc ces deux ordres.

(1) Voy. à ce sujet : Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIV, p. 289, 1901).

Une hypostase s'y forme dans chaque ovule, au-dessous du prothalle femelle qu'il renferme. Le pistil en produit donc tout autant que d'ovules et de prothalles femelles. Aussi est-elle beaucoup plus petite que chez les Inovulées, invisible à l'œil nu, mais facile à apercevoir pourtant au microscope sur la coupe longitudinale médiane de l'ovule, après coloration à la fuchsine ou au vert d'iode.

Toujours située dans la nucelle, elle y occupe diverses positions, tantôt à la base même, c'est-à-dire à la chalaze, comme dans les Jatrophes (*Jatropha*), par exemple ; tantôt à mi-hauteur entre la chalaze et la base du prothalle femelle, comme dans les Euphorbes (*Euphorbia*) ; tantôt plus haut encore, en contact avec le prothalle femelle, comme dans les Ricins (*Ricinus*). Par ces trois exemples d'Euphorbiacées, dont il serait facile de citer les analogues dans beaucoup d'autres familles, on voit que la situation de l'hypostase peut changer dans une même famille, suivant les genres. Sa forme est ordinairement celle d'un disque ou d'une cupule, plus ou moins large, suivant la largeur du nucelle, mais qui peut être très étroite dans un gros nucelle, comme on le voit, par exemple, dans les Ricins et les Euphorbes. Elle s'épaissit quelquefois en une petite colonne s'élevant dans l'axe du nucelle, depuis la chalaze jusqu'à la base du prothalle femelle, comme dans les Vignes (*Vitis*), par exemple, les Xanthocères (*Xanthoceras*), les Codies (*Codia*), etc.

Ainsi diversement située et conformée, elle se retrouve dans la plupart des familles qui composent ces deux ordres, lorsque l'ovule est assez âgé pour avoir terminé son développement et achevé sa différenciation.

5. *Transpariétées unitegminées et bitegminées.* — Chez un très grand nombre d'autres familles d'Ovulées nucellées, le nucelle est très mince et sa couche externe, c'est-à-dire la paroi du macrodiodange, se trouve entièrement résorbée dès avant l'épanouissement de la fleur, laissant à nu par conséquent, sous le tégument, le prothalle femelle avant la

formation simultanée de l'œuf et du trophime. Après avoir franchi le tégument au micropyle, le tube prothallien mâle se trouve alors directement en contact avec l'oosphère et la mésocyste, où il déverse aussitôt ses deux anthérozoïdes. Aussi ces plantes sont-elles *transnucellées* ou *transpariétées* (1). Que le nucelle transitoire y soit enveloppé d'un ou de deux téguments, c'est chose sans importance au point de vue qui nous occupe ici, et nous pouvons considérer en bloc, chez les Dicotyles, les deux ordres distincts des *Transpariétées unitegminées*, ou *Solaninées*, et des *Transpariétées bitegminées*, ou *Primulinées*, dont le premier est beaucoup plus étendu que le second.

Ici aussi, une hypostase se différencie le plus souvent dans chaque ovule, sous l'unique prothalle femelle qu'il renferme. Elle y occupe d'ordinaire la base même, seulè persistante, du nucelle, sous forme d'une cupule très étroite ou d'un petit disque ne comptant parfois que quelques cellules lignifiées. Pourtant, chez les Éricacées et les Ilicacées, elle est située au-dessous de la chalaze, dans l'épaisseur même du tégument unique et y prend la forme d'une cupule plus large que le nucelle transitoire. Chez les Oléacées, elle se forme aussi dans le tégument, mais s'épaissit et s'élève jusque dans la base du nucelle. Chez les Éricacées, chose singulière et que je n'ai observée jusqu'ici que dans cette famille, le tégument différencie, en outre, sur son bord interne, tout autour du sommet du prothalle femelle, une calotte de cellules lignifiées, pareille à la cupule inférieure, et servant à arrêter vers le haut la croissance du prothalle, comme l'hypostase l'arrête vers le bas ; en un mot, c'est, si l'on veut, une *épistase* (2).

Enfin, il y a ici, notamment parmi les Transnucellées

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 289, 1901.

(2) Cette remarquable structure ovulaire, avec hypostase et épistase différenciées l'une et l'autre dans l'épaisseur du tégument, se retrouve aussi dans les Clèthres (*Clethra*). C'est ce qui peut conduire à réintégrer ce genre dans la famille des Éricacées, d'où il a été récemment exclu, pour constituer le type d'une famille à part, les Cléthracées.

unitegminées, ou Solaninées, plusieurs familles, telles que les Composées, Dipsacacées, Campanulacées, Scrofulariacées, Gesnériacées, Utriculariacées, etc., où il n'y a d'hypostase ni dans le nucelle, ni dans le tégument. Aussi voit-on, chez ces plantes, le prothalle femelle s'allonger vers le bas, traverser la chalaze et pénétrer dans le tégument, où il s'avance et se dilate plus ou moins, en formant ce qu'on a appelé un *suçoir chalazien* (1). Ici encore, ce qui arrive en l'absence d'hypostase fait mieux comprendre son rôle quand elle existe.

6. *Conclusion.* — En somme, la formation de l'hypostase est un phénomène, sinon général, du moins extrêmement répandu chez les Stigmatées ou Digames.

Il s'y manifeste d'ailleurs sous deux aspects différents :

Chez les Inovulées, qu'il y ait ou non un nucelle, le pistil ne forme qu'une seule hypostase, de grande dimension, commune à tous ses prothalles femelles, et il la différencie dans la base commune des carpelles.

Chez les Ovulées nucellées, que le nucelle y soit persistant ou transitoire, le pistil produit autant d'hypostases que de prothalles femelles et chaque ovule, puisqu'il renferme un prothalle femelle, a aussi son hypostase propre. Elle s'y différencie le plus souvent dans le nucelle, plus ou moins haut, quelquefois dans le tégument, ou même à la fois dans le tégument et dans le nucelle.

Quand l'hypostase fait défaut, le prothalle femelle peut s'allonger vers le bas dans le tissu sous-jacent, en forme de suçoir, et s'y nourrir à la façon d'un parasite.

Il faudra donc désormais, quand on étudiera la structure du pistil d'une Stigmatée quelconque, inovulée ou ovulée,

(1) Voy. sur ce sujet : Ph. van Tieghem, *Sur les nodules nourriciers du placente des Utriculaires* (Bulletin du Muséum, 1900, p. 39). — M[e] Balicka-Ivanovska, *Contributions à l'étude du sac embryonnaire de certaines Gamopétales* (Flora, LXXXVI, p. 47, 1899). — M[lle] Goldfluss, *Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées* (Journal de Botanique, XII, p. 374, 1898, et XIII, p. 9, 1899).

s'appliquer chaque fois à y rechercher l'hypostase et, si elle existe, à en décrire avec soin la forme et la position.

II

L'HYPOSTASE DANS LE FRUIT ET DANS LA GRAINE

Dans la première Partie de ce travail, on a étudié l'hypostase des Stigmatées ou Digames aussitôt après sa différenciation dans le pistil, et montré que, si la structure et le rôle en sont bien constants, la forme et la position en sont très variables. Parmi ces variations, bornons-nous à rappeler la plus frappante, celle que l'on observe entre les Inovulées et les Ovulées. Chez les premières, qu'il y ait ou non un nucelle, il ne se fait dans le pistil, à l'intérieur même des carpelles, qu'une seule hypostase, commune à tous les prothalles femelles qui s'y développent côte à côte, de grande dimension, par conséquent, et visible à l'œil nu sur les coupes du pistil convenablement colorées. Chez les secondes, il se fait dans le pistil tout autant d'hypostases que d'ovules, chaque ovule ayant la sienne propre au-dessous du prothalle femelle unique qu'il renferme; elles sont petites, par conséquent, mais tout de même, avec un peu plus d'attention, il est facile de les voir au microscope sur les coupes longitudinales de l'ovule après coloration (1).

(1) Chez les Astigmatées ou Monogames, qui sont toutes, comme on sait, ovulées et nucellées, une hypostase en forme de soucoupe se différencie aussi dans chaque ovule, à la base du nucelle, comme on le voit notamment dans les Éphèdres (*Ephedra*). Ici, pendant que l'œuf se développe en un embryon, c'est, comme on sait, le prothalle femelle lui-même qui s'accroît autour de lui en même temps et qui est ensuite digéré par lui pour le nourrir, jouant ainsi le rôle dévolu à l'albumen issu du trophime chez les Stigmatées ou Digames. Mais cette digestion n'est que partielle; à la maturité du fruit, lors du passage de la graine à l'état de la vie latente, il subsiste toujours de ce prothalle femelle accru une partie, chargée de matières de réserve, que l'on nomme alors l'*endosperme*. L'hypostase a ici pour rôle d'arrêter vers le bas le développement du prothalle femelle, après qu'il a résorbé, en s'y substituant, toute la région inférieure du nucelle, située entre lui et la chalaze. Dans la graine mûre, elle se

Pistillaire ou ovulaire, unique ou multiple, et quelles qu'en soient, dans l'un et l'autre cas, la forme et la situation, parce qu'elle est fortement lignifiée, l'hypostase résiste à toutes les diastases qui fonctionnent activement, comme on sait, au cours du développement de l'œuf en embryon, du trophime en albumen, de l'ovule en graine et du pistil en fruit : elle est et demeure indigestible. Mais la même cause qui la fait indestructible, la rend aussi incapable de toute croissance ultérieure. Elle se retrouve donc dans le fruit mûr, telle exactement qu'elle était dans le pistil : unique, située directement dans le péricarpe et de grande dimension chez les Inovulées, multiple, localisée dans chaque graine et de petite dimension chez les Ovulées. Seulement, comme elle est restée sans changement aucun pendant que les parties qui la renferment ont pris un très grand accroissement, elle est alors relativement beaucoup plus petite, plus difficile à apercevoir, par conséquent, et il faut être averti déjà de son existence pour arriver à la découvrir. C'est ce qui explique qu'elle ait échappé comme telle à tous les auteurs qui ont étudié la structure du fruit et de la graine.

C'est précisément cette recherche de l'hypostase dans le fruit ou dans la graine, parvenus l'un et l'autre à l'état de maturité, avec les conséquences qui résultent de sa présence au point de vue de la constitution définitive de ce fruit ou de cette graine, qui font l'objet de la seconde Partie de ce travail.

1. *Inovulées.* — Chez les Inovulées, puisqu'il n'y a pas d'ovules, il n'y a pas non plus et il ne saurait y avoir de graines ; le fruit mûr y est donc nécessairement inséminé. Quel que soit le nombre des prothalles femelles qui s'y forment, soit directement dans l'écorce des carpelles quand il n'y a pas de nucelle, soit dans le nucelle quand il s'en fait un, presque toujours un seul de ces prothalles développe son œuf en embryon et son trophime en albumen ; tous les

retrouve donc telle quelle, intercalée entre la base de l'endosperme et le tégument.

autres avortent. L'hypostase n'a donc de rôle à jouer que vis-à-vis de ce développement unique. En l'arrêtant vers le bas, elle l'empêche d'attaquer et sauve ainsi de la destruction toute l'épaisseur du péricarpe située au-dessous d'elle, en le laissant libre d'en digérer les parties latérales et supérieures. Dans le fruit mûr, on retrouve donc l'hypostase, avec tous ses caractères primitifs, immédiatement en contact avec le bord inférieur de l'albumen permanent, quand il en subsiste un, comme c'est le cas le plus fréquent dans ce groupe, ou avec le sommet des cotyles, quand, par exception, il n'y a pas d'albumen permanent, comme dans les Psittacanthes (*Psittacanthus*) chez les Loranthacées, comme dans les Lépidocères (*Lepidoceras*) chez les Viscacées.

Dans notre Gui blanc (*Viscum album*), il n'est pas rare, comme on sait, que deux ou même trois des prothalles femelles formés côte à côte au fond de la loge oblitérée, au-dessus de l'hypostase commune, développent simultanément et également leur œuf en un embryon et leur trophime en un albumen. Dans ce cas, les deux ou trois albumens contigus se soudent de très bonne heure intimement, en se confondant en une masse unique, et c'est cette masse qui est arrêtée vers le bas par l'hypostase également unique. Dans le fruit mûr, l'hypostase se retrouve donc en contact direct avec le bord inférieur de la masse unique formée par la soudure des divers albumens permanents. Cette fusion précoce de tous les albumens en un seul explique qu'une seule hypostase suffise à les arrêter tous.

2. *Ovulées*. — Chez les Ovulées, lorsque l'ovule a un nucelle, ce nucelle, toujours entouré d'un tégument, simple ou double, se comporte, suivant les plantes, de deux manières différentes. Tantôt sa couche externe, c'est-à-dire la paroi du macrodiodange, disparaît dès avant l'épanouissement de la fleur, laissant à nu contre le tégument le prothalle femelle qu'il renferme; l'ovule est dit alors *transnucellé*, ou *transpariété*. Tantôt sa couche externe, c'est-à-dire la paroi du macrodiodange, persiste au moment de

l'épanouissement de la fleur, entre le tégument et le prothalle femelle ; l'ovule est dit alors *pernucellé* ou *perpariété* (1).

Chez les Transpariétées, l'hypostase se différencie, comme on sait, d'ordinaire à la base même du nucelle, à la chalaze, quelquefois même au-dessous de la chalaze dans l'épaisseur du tégument. C'est à cette place aussi qu'on la retrouve dans la graine mûre, en contact avec le bord inférieur de l'albumen permanent quand il y en a un, avec le sommet des cotyles de l'embryon quand il n'y en a pas. Si, conformément à l'usage, on désigne sous le nom de *périsperme* ce qui reste du nucelle de l'ovule dans la graine mûre, il n'y a jamais alors et il ne saurait y avoir de périsperme.

Chez les Perpariétées, l'hypostase se différencie toujours, semble-t-il, dans le nucelle, tantôt à sa base même immédiatement au-dessus de la chalaze, tantôt plus ou moins haut dans sa masse. Dans le premier cas, le nucelle est complètement résorbé, aussi bien vers le bas que latéralement et en haut, pendant le développement simultané de l'œuf en embryon et du trophime en albumen, comme il l'est chez les Transpariétées dès avant la formation de l'œuf et du trophime. Il n'en reste donc rien dans la graine mûre, où l'hypostase se retrouve en contact direct, en bas avec le tégument, en haut avec le bord inférieur de l'albumen permanent ou avec le sommet des cotyles de l'embryon. Pas plus que chez les Transpariétées, la graine n'a donc ici et ne saurait avoir de périsperme.

Il en est tout autrement lorsque, chez les Perpariétées, l'hypostase se différencie plus ou moins haut dans le corps du nucelle. En arrêtant vers le bas le développement de l'albumen, l'hypostase protège contre toute destruction la région plus ou moins épaisse du nucelle comprise entre elle et la chalaze ; cette région se retrouve donc dans la graine

(1) Voy. à ce sujet : Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIV, p. 289 et 292, 1901).

mûre, intercalée entre le tégument et l'albumen permanent quand il y en a un, entre le tégument et l'embryon quand il n'en subsiste pas. C'est au milieu de son bord supérieur, en contact avec le bord inférieur de l'albumen ou avec le sommet de l'embryon, que l'on rencontre l'hypostase avec sa dimension et ses caractères primitifs. Dans ce cas, qui est très fréquent, il y a donc toujours, dans la graine mûre, un périsperme plus ou moins volumineux.

Tantôt la région basilaire du nucelle, ainsi épargnée grâce à la résistance de l'hypostase, est peu épaisse au début et n'accroît pas le nombre de ses assises cellulaires dans le sens longitudinal, se bornant à multiplier ses cellules transversalement pour suivre le développement en largeur de l'albumen; le périsperme est alors peu épais, élargi en forme de disque ou de cupule.

Pour fixer les idées, prenons un exemple. Ce sera, si l'on veut, une de nos plantes les plus vulgaires, la Mercuriale annuelle (*Mercurialis annua*). Dans l'ovule, l'hypostase se différencie en forme de large cupule à l'intérieur du nucelle, séparée de la chalaze par huit à dix assises cellulaires. Dans la graine mûre, on la retrouve avec la même forme et avec la même dimension, séparée de la chalaze par le même nombre d'assises, dont les cellules sont maintenant remplies de matières grasses, comme l'albumen et l'embryon. La couche ainsi formée s'est accrue latéralement pour suivre la croissance transversale de l'albumen et, après que cette croissance transversale a fait disparaître le nucelle sur les flancs, elle forme une large coupe à bord aminci, interposée entre le tégument et la base de l'albumen, qui est moulée dans sa concavité : c'est un périsperme. Dans la graine mûre des Euphorbes (*Euphorbia*), on trouve de même un disque périspermique intercalé, au-dessus de la chalaze, entre le tégument et la base de l'albumen.

Tantôt, au contraire, déjà épaisse au début, la région conservée du nucelle s'accroît plus tard en longueur aussi bien qu'en largeur, et constitue, en définitive, dans la graine

mûre, un périsperme très abondant. Lorsque le périsperme est ainsi très volumineux, il n'a pas manqué d'être aperçu comme tel, et il y a longtemps qu'on en a signalé l'existence dans quelques familles, dont il constitue même l'un des caractères distinctifs : comme les Pipéracées, les Nymphéacées et les Hydnoracées, parmi les Dicotyles ; comme les Zingibéracées, les Marantacées et les Cannacées, parmi les Monocotyles. Dans tous les autres cas, qui sont bien plus nombreux, il a échappé jusqu'ici à l'attention des botanistes, confondu soit avec le tégument, qu'il double localement à l'intérieur, soit avec l'albumen, qu'il borde à l'extérieur.

On voit par là que la conservation d'une partie plus ou moins grande du nucelle dans la graine mûre, c'est-à-dire l'existence dans cette graine d'un périsperme plus ou moins abondant, est un phénomène très fréquent, qui se produit toutes les fois que, dans un ovule perpariété, l'hypostase se différencie dans le corps du nucelle et non à sa base même. De ce phénomène très fréquent, on n'a aperçu jusqu'ici que le cas extrême, celui où la portion conservée du nucelle est très volumineuse, en d'autres termes, où le périsperme dans la graine mûre est très abondant, cas extrême qui ne se trouve réalisé que rarement, c'est-à-dire dans un petit nombre de familles.

3. *Conclusion.* — En somme, on le voit, c'est la position prise au début par l'hypostase dans l'ovule perpariété qui décide si, oui ou non, il y aura plus tard un périsperme dans la graine mûre.

Désormais, dans l'étude de la structure du fruit et de la graine des Stigmatées ou Digames, il sera donc nécessaire de rechercher, dans chaque cas particulier, la situation de l'hypostase. Si la plante étudiée est une Perpariétée, c'est-à-dire si c'est une Monocotyle de l'ordre des Liliinées, ou une Liorhize Dicotylée, ou une Climacorhize de l'ordre des Renonculinées ou de celui des Corylinées, il y aura lieu de voir si de la situation de l'hypostase n'y résulte pas la conservation d'une partie du nucelle, en un mot la formation

d'un périsperme, dont il faudra, dans le cas de l'affirmative, décrire avec soin la dimension, la forme et la nature des matériaux de réserve.

C'est pour insister sur la nécessité qui s'impose désormais, dans l'étude soit du pistil et de l'ovule, soit du fruit et de la graine des Endoprothallées, de rechercher et de décrire, dans chaque cas particulier, la situation et la forme de l'hypostase, que j'ai cru devoir récemment, à la suite du Mémoire sur le développement de l'ovule et de la graine des Rosacées publié dans ce Recueil par M. Péchoutre (1), insérer une très courte Note sur ce sujet (2).

(1) Péchoutre, *Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées* (Ann. des Sc. nat., Bot., 8e série, XVI, p. 1, 1902).

(2) Ph. van Tieghem, *L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacées* (Ibid., XVI, p. 159, 1902).

STRUCTURE DE L'ÉTAMINE

CHEZ LES SCROFULARIACÉES

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Il est aujourd'hui bien démontré et universellement reconnu que les plantes dites naguère *Phanérogames* sont des Prothallées, à prothalles de deux sortes profondément inclus dans le corps adulte, en un mot, des Endoprothallées. Cette inclusion des deux prothalles rend ici l'union des deux gamètes qu'ils produisent pour former l'œuf aussi cachée, aussi difficile à observer que possible ; d'où une contradiction flagrante avec le nom donné jusqu'à présent à ce groupe, qui oblige à le rejeter, comme je l'ai fait voir dans une Note antérieure (1).

Les *grains de pollen* de ces plantes sont donc autant de microdiodes, produisant chacune en germant un prothalle mâle ; les *sacs polliniques* sont autant de microdiodanges ; l'*anthère* est le limbe et le *filet* le pétiole d'une microdiodophylle ; l'*étamine*, enfin, est cette microdiodophylle tout entière. Depuis que la valeur morphologique de l'étamine est ainsi mieux comprise, l'importance des diverses modifications de forme et de structure qu'elle subit suivant les plantes et le parti qu'on en peut tirer pour améliorer la Classification ont été de jour en jour plus appréciés. Aussi peut-on s'étonner que ces modifications ne soient pas encore aussi bien connues qu'elles mériteraient de l'être dans plu-

(1) Ph. van Tieghem, *La fleur dans les plantes vasculaires dites Cryptogames* (Bulletin du Muséum, VIII, p. 106, février 1902).

sieurs familles même très vastes et très répandues. Pour aujourd'hui, je me bornerai à en examiner une seule à ce point de vue, et ce sera les Srofulariacées (1).

Dans la fleur de ces plantes, l'étamine offre deux types de structure très différents, suivant que l'anthère y est dorsifixe, pendante, bifide et creusée de quatre sacs polliniques longitudinaux, en un mot tétrathèque, ce qui est le cas le plus fréquent, ou basifixe, dressée, entière et creusée seulement de deux sacs polliniques transversaux, en un mot dithèque, ce qui est le cas le moins fréquent. Étudions séparément ces deux dispositions, dans leur caractère général et leurs principales modifications.

1. *Type tétrathèque et ses principales modifications.* — Dans les Mûfliers (*Antirrhinum*), les Linaires (*Linaria*), les Mimules (*Mimulus*), le Paulovnier (*Paulovnia*), les Rhinanthes (*Rhinanthus*), les Mélampyres (*Melamyrum*), etc., le filet de l'étamine porte, fixée à son extrémité par le sommet de sa face dorsale, une anthère pendante, bifide, en forme de fer à cheval à branches plus ou moins divergentes, dans chaque moitié de laquelle il envoie un rameau de sa méristèle bifurquée. Une coupe transversale de l'anthère faite au voisinage du sommet, dans la partie commune, y rencontre quatre sacs polliniques, deux de chaque côté, tandis que, plus bas, chaque moitié séparée n'en renferme que deux. Chacun de ces sacs s'ouvre, vers l'intérieur de la fleur, par une fente longitudinale propre; mais les deux fentes d'un même côté sont tellement voisines, qu'elles simulent une fente unique. Vers le sommet, les deux paires de fentes se rapprochent, mais en demeurant bien distinctes jusqu'à la fin.

Dans les Digitales (*Digitalis*), les Maurandies (*Maurandia*), les Leucophylles (*Leucophyllum*), les Aptosimes (*Aptosimum*), etc., l'anthère offre la même forme et la même structure, avec cette différence que les paires de fentes, en se

(1) Les résultats de cette étude ont été communiqués à la Réunion des naturalistes du Muséum, le 23 décembre 1902.

rapprochant au sommet, s'unissent et confluent en une double fente unique, en forme de fer à cheval, différence peu importante, car on l'observe non seulement entre genres voisins, mais entre espèces d'un même genre, comme on le voit, par exemple, chez les Véroniques (*Veronica*), les Calcéolaires (*Calceolaria*), etc.

Une série de modifications plus importantes, mais aussi plus cachées, résulte de la manière dont se comportent les deux sacs de chaque paire. Tantôt, en effet, ils n'offrent entre eux au dehors aucun sillon, mais sont séparés en dedans par une cloison, qui est mince et plane s'ils ont une section transverse ovale, comme dans les Mûfliers, les Linaires, les Véroniques, les Chélones, etc., qui est épaissie et fortement bombée en son milieu s'ils ont une section transverse arquée en fer à cheval, comme dans les Digitales, etc. Tantôt, au contraire, ils sont séparés en dehors par un sillon profond et n'offrent entre eux en dedans aucune cloison ; alors aussi, ils peuvent avoir une section transverse ovale, comme dans les Torénies, etc., ou arquée autour d'une bosse fortement saillante, comme dans le Paulovnier, etc. Que les deux sacs d'une même paire soient séparés par une cloison interne ou par un sillon externe, ils s'ouvrent d'ailleurs chacun pour son compte par une fente longitudinale, mais les deux fentes sont tellement rapprochées, de chaque côté de la cloison dans le premier cas, au fond du sillon dans le second, qu'elles simulent une fente unique.

Enfin une autre modification, particulièrement intéressante, comme on le verra tout à l'heure, résulte de ce que, dans certaines de ces plantes, l'une des moitiés de l'anthère, avec la paire de sacs qu'elle renferme, s'atrophie et demeure stérile, comme dans les Harveyes (*Harveya*), les Sopubies (*Sopubia*), les Centranthères (*Centranthera*), etc., ou même avorte complètement, comme dans les Cycnes (*Cycnium*), les Striges (*Striga*), les Buchnères (*Buchnera*), les Zaluzianskies (*Zaluzianskia*), etc., ne laissant à l'étamine que deux

sacs polliniques longitudinaux, situés d'un seul côté du filet, ce qui la rend asymétrique. Dans ces divers genres, l'étamine devient donc dithèque par avortement.

Ce premier type, auquel se rattachent le plus grand nombre des genres et où l'étamine diffère peu, après tout, de sa conformation ordinaire et banale, a été, naturellement, reconnu de tout temps par les botanistes descripteurs. Admettant pour vrai que les deux sacs d'une même paire confluent en une seule cavité, en une seule *loge*, par la destruction de la cloison qui les sépare, et que cette cavité, cette loge, s'ouvre ensuite par une seule fente située vis-à-vis de la cloison disparue, deux erreurs qui sont encore aujourd'hui très répandues malgré les efforts faits à plusieurs reprises pour les corriger (1), ils ont pris, comme on sait, et conservé la mauvaise habitude de dire *biloculaires* les anthères à quatre sacs polliniques, *uniloculaires* les anthères à deux sacs. Ils décrivent donc tous l'anthère d'un Mûflier, d'une Linaire, d'un Mimule, etc., comme biloculaire à deux loges séparées au sommet, celle d'une Digitale, d'une Maurandie, d'un Leucophylle, etc., comme biloculaire à deux loges confluentes au sommet, et prennent grand soin, dans la définition des genres, de distinguer ces deux cas. Ils ont bien vu aussi, dans certains genres, l'atrophie, et, dans d'autres l'avortement complet d'une des loges de l'anthère, qui devient par là uniloculaire.

L'étude de ce premier type ne nous apprend donc pas grand'chose de nouveau, mais elle était nécessaire à l'intelligence du second.

2. *Type dithèque et ses principales modifications*. — C'est tout autrement que l'étamine est conformée dans les Scrofulaires (*Scrophularia*), genre type de la famille, dans les Molènes (*Verbascum*), les Celsies (*Celsia*), les Chénostomes

(1) Voy. sur ce point, Ph. van Tieghem, *Observations sur la structure et la déhiscence des anthères des Loranthacées, suivies de remarques sur la structure et la déhiscence des anthères en général* (Bulletin de la Société botanique de France, XLII, p. 363, 1895) et *Éléments de botanique*, 3e édition, I, p. 358, 1898.

(*Chænostoma*), les Manulées (*Manulea*), les Némésies (*Nemesia*), les Limoselles (*Limosella*) et bon nombre d'autres genres. Le filet s'y prolonge au sommet en un limbe arrondi et réniforme, dont le bord supérieur est entier, épaissi et creusé de deux sacs polliniques transversaux, plus ou moins arqués en fer à cheval. Les coupes longitudinales tangentielles montrent que ces sacs sont à tout âge simples et continus d'un bout à l'autre. Sur les coupes longitudinales médianes, on voit qu'ils n'ont ordinairement pas de sillon entre eux au dehors, mais sont séparés en dedans par une cloison, tantôt plane si leur section transverse est ovale, comme dans les Chénostomes, etc., tantôt fortement bombée de chaque côté si leur section transverse est arquée et semilunaire, comme dans les Molènes, les Celsies, les Scrofulaires, les Némésies, etc. Ils s'ouvrent, chacun pour son compte, de part et d'autre de la cloison, par deux fentes très rapprochées simulant une fente unique, qui est longitudinale pour eux, mais transversale pour l'étamine dont ils occupent le sommet.

En résumé, dans tous ces genres, l'anthère est basifixe, dressée, entière, dithèque à sacs transversaux.

Tel qu'on vient de le caractériser, ce second type a été jusqu'ici totalement méconnu comme tel par les botanistes descripteurs. Tous, en effet, s'accordent à décrire l'anthère des Molènes, des Scrofulaires, des Limoselles, des Chénostomes, etc., comme biloculaire à loges confluentes au sommet, ou, ce qui revient au même, comme uniloculaire par confluence apicale des deux loges. Suivant eux, ces divers genres ne différeraient donc pas, à ce point de vue, de ceux de notre premier type où, comme dans les Digitales, par exemple, les fentes qui ouvrent les deux paires de sacs confluent, en effet, en une seule au sommet. Il y a là, dans cette confluence supposée et qui n'existe pas, une erreur, qui est grave, puisqu'elle supprime la question, et que la présente Note a pour principal objet de dissiper. Qu'on ignore encore aujourd'hui comment est faite exacte-

ment l'anthère d'une Molène ou d'une Scrofulaire, c'est à peine croyable et c'est pourtant la vérité.

S'il est possible, comme nous allons maintenant l'essayer, de rattacher le second type au premier, ce sera par une voie bien différente et beaucoup plus indirecte.

3. *Comment le second type dérive du premier*. — Bien qu'il s'en montre, au premier abord, très différent, on peut se demander si le second type d'étamine ne pourrait pas tout de même être, de quelque façon, rattaché au premier. La famille des Scrofulariacées étant par ailleurs très homogène, il y a tout lieu de croire que les recherches dans ce sens aboutiront à un résultat satisfaisant.

A cet effet, rappelons d'abord l'existence, dans le premier type, d'un certain nombre de genres où, par avortement complet d'une moitié de l'anthère, l'étamine est devenue dithèque, à sacs longitudinaux disposés sur l'un des flancs du filet, ce qui la rend asymétrique et unilatérale.

Remarquons ensuite que, dans les Chénostomes, si les deux grandes étamines sont conformées comme il a été dit plus haut, il n'en est pas de même des deux petites. Celles-ci ont leur anthère rabattue latéralement sur le flanc du filet qui regarde l'étamine symétrique, de manière à ressembler aux étamines du premier type dont une moitié d'anthère a subi un avortement total.

D'autre part, si, dans les Molènes de la section Lychnite (*Lychnitis*), les cinq étamines ont toutes, en effet, l'anthère réniforme et terminale, dans les espèces de la section Thapse (*Thapsus*), les trois petites sont seules ainsi conformées, les deux grandes ayant leurs anthères situées latéralement sur les flancs en regard de leurs filets. Enfin, dans les Celsies, qui ne diffèrent, comme on sait, des Molènes que par l'avortement complet de l'étamine médiane, les deux grandes étamines ont aussi chacune, dans la fleur épanouie, leur anthère attachée latéralement sur le flanc du filet qui regarde l'étamine symétrique, tandis que, dans le bouton, le filet recourbe en dehors son extrémité, de manière que l'anthère

unilatérale, devenue ainsi réniforme, paraît portée transversalement à son sommet.

Plusieurs genres du second type offrent donc, dans une partie de leurs étamines, la conformation unilatérale et asymétrique qui caractérise, dans le premier type, les genres où une moitié de l'anthère a complètement avorté. Dès lors, pour ramener le second type au premier, il suffit d'admettre, d'abord que l'avortement de la moitié de l'anthère située sur le flanc externe du filet y est constant, puis que la moitié subsistante, attachée au flanc interne, remonte le long du filet pour s'établir transversalement à son sommet en forme de chapeau de gendarme, de manière à rendre à l'étamine tout entière sa symétrie bilatérale. Ce petit déplacement explique, en effet, à la fois le contour réniforme de l'anthère et la transversalité des deux sacs poliniques qu'elle renferme et de la double fente qui les ouvre.

Par ces deux modifications successives, le second type se trouverait donc dériver du premier, et la fleur reprendrait ainsi l'unité de composition que l'on doit s'attendre à y rencontrer dans toute famille aussi homogène que celle dont il est ici question.

4. *Application au groupement des genres.* — Après avoir distingué de la sorte les principales modifications de structure que subit l'étamine chez les Scrofulariacées, on peut se demander jusqu'à quel point il est possible de les utiliser pour le groupement des genres de cette famille.

Si l'on admet, comme il a été dit plus haut, que l'anthère réniforme à deux sacs transversaux dérive, par un avortement suivi de déplacement, d'une anthère à quatre sacs longitudinaux, il faudra tout d'abord mettre d'un côté tous les genres à anthère complète, de l'autre tous les genres à demi-anthère, que celle-ci soit longitudinale et unilatérale dans une étamine asymétrique, ou transversale et terminale dans une étamine redevenue symétrique. Les quelques genres où l'une des moitiés de l'anthère, plus petite que l'autre, est plus ou moins atrophiée, seront

maintenus dans le premier groupe, où ils feront transition vers le second.

La famille se trouvera partagée ainsi en deux sous-familles, qu'on pourra nommer respectivement les *Holanthérées*, à anthère entière complète, et les *Hémianthérées*, à anthère incomplète par avortement, à demi-anthère.

Chacun de ces groupes primordiaux pourra être ensuite subdivisé d'après le mode de séparation des deux sacs d'une paire, suivant qu'elle a lieu par un sillon externe ou par une cloison interne, et d'après la forme de la section transverse de chaque sac, suivant qu'elle est ovale ou arquée autour d'une bosse de tissu stérile. Ce qui donnera, pour chacun d'eux, quatre groupes secondaires. Dans chacun des groupes secondaires provenant du partage du premier groupe primordial, on pourra faire intervenir encore l'indépendance ou la confluence au sommet des doubles fentes longitudinales de déhiscence, ce qui en doublera le nombre.

Sans y insister davantage, il suffit d'avoir indiqué ici le principe de cette classification.

5. *Résumé.* — En résumé, chez les Scrofulariacées, et c'est ce qui fait, à ce point de vue, l'intérêt propre de cette vaste famille, l'étamine, tout en étant partout essentiellement tétrathèque, se présente, suivant les genres, sous trois aspects différents. Tantôt, et le plus souvent, elle est complète et à symétrie bilatérale. Tantôt, par simple avortement total d'une moitié de l'anthère, elle devient dithèque, à sacs polliniques longitudinaux situés tous deux du même côté du filet, ce qui la rend unilatérale et asymétrique. Tantôt, enfin, à ce même avortement s'ajoute un déplacement vers le haut de la demi-anthère subsistante, qui la rend terminale à sacs polliniques transversaux et restitue à l'étamine une nouvelle symétrie bilatérale.

6. *Il y a deux sortes d'étamines dithèques.* — Cette sorte de dithécie, provoquée par l'avortement total d'une des moitiés d'une anthère tétrathèque, qui rend l'étamine asymétrique,

se retrouve çà et là en dehors de la famille des Scrofulariacées, mais seulement, et l'on voit bien pourquoi, chez des plantes ayant, comme elles, la fleur zygomorphe. Les Sélagacées, par exemple, que certains auteurs incorporent, il est vrai, purement et simplement aux Scrofulariacées, l'offrent dans tous leurs genres. Elle est constante aussi dans les Marantacées et les Cannacées, parmi les Monocotylées. Ailleurs, on ne l'observe que dans certains genres, comme les Sauges (*Salvia*), par exemple, chez les Labiées. Mais nulle part, semble-il, on n'y rencontre ce déplacement consécutif de la demi-anthère subsistante, et ce retour de l'étamine à la symétrie bilatérale que nous ont offerts les Scrofulaires, les Molènes, etc., chez les Scrofulariacées.

Il faut d'ailleurs soigneusement éviter de confondre cette dithécie unilatérale avec une dithécie bien différente, qui caractérise plusieurs autres familles, comme les Épacridacées, les Asclépiadacées, etc., parmi les Stigmatées, comme les Abiétacées, etc., parmi les Astigmatées. Là, l'anthère ne produit réellement, de chaque côté de sa ligne médiane, qu'un seul sac pollinique, et l'étamine conserve, en conséquence, sa symétrie bilatérale. Là c'est une dithécie vraie, essentielle, primitive, et non une dithécie fausse, accidentelle, consécutive, comme celle dont il a été question dans ce qui précède.

Il ne suffit donc pas, pour caractériser sous ce rapport un genre, une tribu, une famille, de dire que l'étamine y est dithèque; il faut encore expliquer comment elle l'est, si elle l'est essentiellement, avec symétrie bilatérale, ou si elle l'est devenue par suite d'avortement partiel, avec unilatéralité et asymétrie.

STRUCTURE
DE L'OVULE DES CARICACÉES
ET PLACE DE CETTE FAMILLE DANS LA CLASSIFICATION

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Si, comme on le faisait naguère, on réunit toutes les Dicotylédones dipérianthées où la corolle est formée de pétales libres en un même groupe, sous le nom de *Dialypétales*, et toutes celles où la corolle est formée de pétales concrescents en un autre même groupe, sous le nom de *Gamopétales*, on est quelquefois bien embarrassé pour dire auquel de ces deux groupes se rattache une famille donnée. Mais nulle part cet embarras n'est plus grand que pour la petite famille des Caricacées, dont la place dans la Classification est, par suite, encore très incertaine et très discutée.

Les fleurs de ces plantes sont, comme on sait, unisexuées par avortement, avec diœcie. Mais, tandis que la fleur mâle a ses cinq pétales concrescents en un long tube, avec dix étamines en deux verticilles, concrescentes par leurs filets au tube de la corolle, la fleur femelle a ses cinq pétales entièrement libres. Ces plantes sont donc bien nettement des Gamopétales par l'individu mâle, et non moins nettement des Dialypétales par l'individu femelle. Auquel des deux faut-il donner la préférence?

En les incorporant aux Bixacées, comme Baillon en 1873, ou aux Passifloracées, comme Bentham et Hooker en 1867,

ou en les classant, avec des réserves et faute de mieux, à côté de cette dernière famille, comme A. de Candolle en 1864, Eichler en 1878 et M. Engler en 1893, la plupart des botanistes ont fait pencher la balance du côté de l'individu femelle et les ont considérées ainsi implicitement comme des Dialypétales.

Le premier, en 1876, Caruel a protesté contre cette manière de voir. Estimant que la dialypétalie de l'individu femelle résulte d'un arrêt de développement et que c'est l'individu mâle qui offre l'organisation florale typique, il a regardé ces plantes comme des Gamopétales et, dans ce groupe, il les a rapprochées des Diospyracées, qui ont, comme elles, les fleurs unisexuées avec diœcie et aussi, comme elles, l'androcée diplostémone (1). Plus tard, en 1889, M. de Solms, admettant que, dans la fleur femelle, les pétales sont unis à la base en un tube très court, ce qui est inexact, les a regardées, à son tour, comme de véritables Gamopétales et leur a trouvé, par cette gamopétalie, une certaine ressemblance avec les Cucurbitacées (2), analogie déjà indiquée sous d'autres rapports par divers botanistes depuis A.-L. de Jussieu, notamment par A. de Candolle en 1861, par Decaisne en 1868, par Eichler en 1878.

J'ai pensé que la structure de l'ovule, jusqu'ici négligée, pourrait, ici comme dans d'autres cas analogues, jeter quelque lumière sur les affinités encore si obscures de ces plantes, et c'est le résultat de cette étude qui fait l'objet de cette petite Note (3).

Les Caricacées comprennent actuellement cinq genres. Les Carices (*Carica* Linné) ont l'ovaire uniloculaire et les styles ramifiés au sommet. Les Mocinnes (*Mocinna* Ramirez) ont l'ovaire uniloculaire et les styles simples. Les Hémipapayers (*Hemipapaya* A. de Candolle, comme section) ont

(1) Caruel, *Nuovo Giornale bot. italiano*, VIII, p. 26, 1876.
(2) Dans Engler et Prantl, *Natürl. Pflanzenfamilien*, III, 6 *a*, p. 98, 1893.
(3) Résultat communiqué à la Réunion des naturalistes du Muséum le 24 juin 1902.

l'ovaire pluriloculaire et les styles ramifiés. Les Vasconcellées (*Vasconcellea* A. de Saint-Hilaire) ont l'ovaire pluriloculaire et les styles simples, avec les pétales de la corolle alternes aux sépales du calice, comme dans les trois genres précédents. Enfin, les Jaracaties (*Jaracatia* Marcgraf) (1) ont aussi l'ovaire pluriloculaire et les styles simples, mais avec pétales superposés aux sépales, disposition très rare, comme on sait (2).

Je n'ai pu étudier la structure de l'ovule que dans trois de ces genres (Carice, Mocinne et Vasconcellée), faute de matériaux vivants pour les deux autres.

Le pistil du Carice papayer (*Carica Papaya* Linné) se compose, comme on sait, de cinq carpelles alternes avec les pétales, largement ouverts et concrescents bord à bord en un ovaire uniloculaire, surmonté de cinq styles libres, divisés au sommet en plusieurs branches stigmatifères. Les bords concrescents et très peu saillants des carpelles forment cinq larges placentes pariétaux, tout couverts d'un très grand nombre d'ovules anatropes, attachés par de gros et longs funicules.

L'ovule est formé d'un nucelle très épais, qui persiste tout entier au moment de la formation de l'œuf, et de deux téguments, distincts dans toute leur longueur et sensiblement de même épaisseur, comptant l'un et l'autre six à huit

(1) On écrit partout *Jacaratia* Marcgraf. C'est une faute. Ce genre a été décrit, en 1648, sous le nom de *Jaracatia*, que lui donnent les Brésiliens, par George Marcgraf, de Liebstad, dans son *Historiæ rerum naturalium Brasiliæ libri octo*, p. 128 (avec une figure dans le texte, p. 129). Il doit donc bien être nommé *Jaracatia*. Endlicher, en 1840 (*Genera*, p. 933), a écrit correctement ce nom. La faute a été faite postérieurement, par A. de Candolle, semble-t-il, en 1864. Elle a été rectifiée déjà dans l'*Index Kewensis*, en 1893 (p. 1249), mais seulement d'après Endlicher, sans remonter, comme je l'ai fait, au texte original.

(2) Dans sa monographie du *Prodromus* (XV, 1, p. 413, 1864), A. de Candolle ne reconnaît dans la famille que les trois genres *Carica*, *Vasconcellea* et *Jaracatia*; il ne distingue les *Hemipapaya* que comme section des *Vasconcellea*. Dans la *Flora brasiliensis* (fasc. CVI, p. 175, 1889), M. de Solms-Laubach n'en distingue même que deux : *Carica* et *Jaracatia*; il rattache les *Hemipapaya* et les *Vasconcellea* comme sections au genre *Carica*. Le genre *Mocinna* était encore inconnu à ces deux monographes.

assises cellulaires. A la chalaze, la méristèle du raphé passe dans le tégument interne et s'y ramifie en patte d'oie dans toute la large surface d'insertion du nucelle, sans toutefois la dépasser en remontant plus haut.

Cette pénétration des méristèles dans le tégument interne est un fait très rare, comme on sait. On ne le connaît bien jusqu'ici que chez les Euphorbiacées. Je l'ai observé aussi chez les Magnoliacées vraies, c'est-à-dire les Magnoliers (*Magnolia* Linné) et les Liriodendres (*Liriodendron* Linné). On en voit ici un troisième exemple. Cette vascularisation est d'une haute importance au point de vue de la valeur morphologique qu'il convient d'attribuer au tégument interne. Elle montre, en effet, que ce tégument n'est pas seulement un poil différencié, comparable à l'indusie des Fougères, par exemple. comme on l'a cru longtemps, mais bien un véritable dédoublement du tégument externe. perpendiculaire à son plan; en un mot, une ligule de ce tégument, ainsi que je l'ai indiqué dans un récent mémoire (1).

Au micropyle, le tégument interne recouvre le sommet du nucelle et il est recouvert à son tour par le tégument externe, dans l'orifice duquel il enfonce son sommet. Le tube pollinique a donc ici à traverser successivement l'exostome et l'endostome pour accéder au nucelle. Au-dessus du hile, le funicule forme, du côté du micropyle, une protubérance qui recouvre l'exostome d'une sorte d'obturateur.

A sa base même, immédiatement au-dessus de la palmure vasculaire, le nucelle a une hypostase large, mince et plate, en forme d'assiette. A son sommet, l'épiderme s'épaissit et recloisonne plusieurs fois ses cellules tangentiellement. Séparé de cet épiderme composé par une épaisse calotte, le prothalle femelle est cylindrique et normalement conformé.

En un mot, l'ovule du Carice papayer est perpariété bitegminé et dipore.

Dans la Mocinne hétérophylle (*Mocinna heterophylla* Ra-

(1) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIV, p. 290, 1901).

mirez), dont les fleurs femelles, récoltées au Mexique et conservées dans le formol, ont été obligeamment mises à ma disposition par M. Diguet, le pistil forme à sa base cinq grosses cornes en correspondance avec les cinq placentes, épipétales par conséquent, qui, en pressant sur la base des pétales, y déterminent autant de poches, et le fruit porte à sa base cinq épines qui résultent du développement des cinq cornes de l'ovaire.

L'ovaire est uniloculaire, surmonté de cinq styles simples, et renferme sur ces cinq placentes pariétaux, larges et très peu saillants, un grand nombre d'ovules anatropes horizontaux à raphé inférieur, hyponastes par conséquent. L'ovule est conformé essentiellement comme dans les Carices, et le funicule y forme aussi une lame recouvrant le micropyle. Il y a pourtant deux différences. D'abord, la méristèle du raphé, après avoir pénétré dans le tégument interne et s'y être ramifié sous la chalaze, prolonge ici ses branches plus ou moins haut dans la partie libre, au-dessus de la surface d'insertion du nucelle. Ensuite, l'hypostase est située ici plus haut dans le nucelle, directement sous le prothalle femelle; en outre, elle est plus étroite, plus épaisse et plus creuse, en forme de cupule. La portion du nucelle comprise entre la chalaze et l'hypostase persiste dans la graine et y forme, sous l'albumen, un périsperme rudimentaire (1).

Dans les Vasconcellées, le pistil est formé de cinq carpelles fermés et concrescents en un ovaire quinquéloculaire, surmonté de cinq styles simples. Dans la région inférieure, les cloisons sont non seulement soudées, mais concrescentes au centre; dans la région supérieure, elles se séparent au centre et vont en s'écartant de plus en plus, Elles sont munies de méristèles, dont les marginales sont, dans la région inférieure de l'ovaire, disposées en cercle dans le massif central de concrescence, avec leur liber en dehors et

(1) Voy. sur ce point : Ph. van Tieghem, *L'hypostase dans le fruit et dans la graine* (Bulletin du Muséum, VIII, p. 45, janvier 1902) et *Sur l'hypostase* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVII, p. 359, 1903).

leur bois en dedans, de manière à simuler une stèle. Ce n'est pourtant pas sur les bords des carpelles que sont portés les ovules ; ils naissent, les uns en une rangée longitudinale dans l'angle formé par la cloison avec la paroi externe, les autres sur la cloison même, en une seconde rangée longitudinale, peu distante de la première. Ce mode de placentation latérale n'est pas sans rappeler celui des Crucifères, et il faut, ici comme chez les Crucifères, éviter avec soin l'erreur très répandue, qui consiste à dire *fausses* les cloisons, qui résultent, ici comme partout ailleurs où on les dit *vraies*, de la fermeture des carpelles (1).

Dans la V. quercifoliée (*V. quercifolia* A. de Saint-Hilaire), cultivée dans les serres sous le nom de *V. hastæfolia* Hort. ou de *V. hastata* Caruel, l'ovule est conformé comme dans le Carice papayer, avec méristèles du tégument interne limitant leurs branches à la surface d'insertion du nucelle et hypostase plate et large, située à la base même du nucelle. Le tégument externe est ici un peu moins épais que l'interne, n'ayant que cinq assises cellulaires, tandis que l'autre en a huit à dix.

La V. grêle (*V. gracilis* [Regel] v. T.) offre dans son ovule un caractère singulier. Plein dans le jeune âge, le sommet du nucelle se creuse plus tard, par destruction des cellules terminales, d'une cavité qui n'intéresse, semble-t-il, que l'épiderme recloisonné, en laissant subsister au-dessous d'elle l'épaisse calotte qui la sépare du prothalle femelle. Cette cavité rappelle ce qu'on a appelé la *chambre pollinique* dans le nucelle de diverses Astigmatées. L'érosion qui l'a produite se propage en haut sur les bords de l'endostome, qui s'élargit d'autant, mais sans en atteindre le sommet. Il en résulte une poche ovoïde, remplie d'un liquide hyalin mucilagineux, logée mi-partie dans le sommet du nucelle, mi-partie dans le tégument interne.

A diverses reprises, j'ai vu un tube pollinique, après avoir

(1) Voy. sur ce point : Ph. van Tieghem, *Sur les prétendues affinités des Crucifères et des Papavéracées* (Bulletin du Muséum, VI, p. 75, 1900).

traversé l'exostome, venir appuyer son extrémité, dilatée en forme de pied ou de marteau, au sommet de cette poche, sans s'avancer plus loin, comme s'il devait y déverser directement ses deux anthérozoïdes. S'il en était ainsi, ceux-ci auraient à traverser ensuite non seulement le liquide de la poche, mais encore l'épaisseur de tissu qui sépare la poche du prothalle femelle. Il y a donc lieu de faire, sur ce point et dans cette direction, une série de recherches, qui pourraient être très intéressantes et qui n'offriraient peut-être pas de grandes difficultés, la plante fleurissant fréquemment dans nos serres.

En résumé, si l'on met à part la disposition spéciale observée dans la Vasconcellée grêle, l'ovule offre, dans toutes les Caricacées, la même constitution. Partout il est anatrope, perpariété, bitegminé, dipore, à tégument interne vascularisé.

La plupart des Gamopétales ont, comme on sait, l'ovule tout autrement conformé ; il y est transpariété unitegminé. La plupart des Dialypétales ont, au contraire, l'ovule pareillement conformé, c'est-à-dire perpariété bitegminé. Il semble donc que les Caricacées doivent être considérées plutôt comme des Dialypétales que comme des Gamopétales, et que ce soit l'individu femelle, mieux que l'individu mâle, qui en indique les véritables affinités.

Pourtant, il y a quelques Gamopétales où l'ovule est transpariété bitegminé, comme les Primulacées, les Diospyracées, etc.; ce n'est évidemment pas de ce côté que les Caricacées peuvent prendre place, ce qui écarte l'affinité avec les Diospyracées, indiquée par Caruel. Mais il y en a aussi quelques autres, en moindre nombre encore, où il est perpariété bitegminé, notamment les Achariacées, les Cucurbitacées, etc. A les considérer comme des Gamopétales, c'est donc du côté de ces deux familles que les Caricacées viendraient se classer.

D'autre part, si on les regarde comme des Dialypétales, c'est dans la grande masse de ces plantes, où l'ovule est

perpariété bitegminé, qu'elles viendraient se ranger, et comme l'androcée y est diplostémone et l'ovaire supère, on devrait les classer dans l'alliance des Géraniales. Là, tandis que leur placentation toujours pariétale les ferait ranger à côté des Moringacées et des Canellacées, leur remarquable appareil laticifère et l'unisexualité de leurs fleurs leur assureraient une place à part.

Mais cette division en Gamopétales et Dialypétales doit être aujourd'hui rejetée au second plan. et c'est autrement, croyons-nous, qu'il faut aborder le problème.

D'après la manière dont le carpelle s'y comporte par rapport à la macrodiode et au prothalle femelle qu'elle engendre par sa germination sur place, la classe des Dicotylédones, ou Homoudiodées, se partage, comme on sait, d'abord en deux sous-classes, puis en sept ordres (1). C'est à l'ordre des Perpariétées bitegminées que les Caricacées se rattachent incontestablement. Cet ordre est composé en très grande majorité d'Apérianthées, d'Apétales supérovariées et inférovariées, et surtout de Dialypétales supérovariées et inférovariées. Mais il renferme aussi quelques Gamopétales, les unes à ovaire supère (Salvadoracées, Plombagacées, Achariacées), formant l'alliance des Plombagales, les autres à ovaire infère (Cucurbitacées), formant l'alliance des Cucurbitales. A cause de leur gamopétalie partielle, c'est parmi celles-ci que les Caricacées prendront place, et comme elles ont l'ovaire supère, c'est dans l'alliance des Plombagales qu'on les classera. Dans cette alliance, par l'unisexualité des fleurs et la placentation pariétale, c'est à côté des Achariacées qu'elles se rangeront, et c'est aussi la place que je leur ai assignée dans ma récente Classification générale (2).

Elles en diffèrent encore beaucoup, il est vrai, notamment par leur appareil laticifère, par la dialypétalie de l'individu

(1) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes* (*loc. cit.*, p. 291, 313, 314 et 322, 1891).

(2) Ph. van Tieghem, *Loc. cit.*, p. 341, 1901.

femelle et par l'androcée diplostémone. C'est seulement la preuve qu'elles constituent, quelque place qu'on leur assigne dans l'ensemble, une famille bien distincte, bien précieuse aussi, puisqu'elle apporte à la Science générale plusieurs contributions intéressantes.

En terminant, remarquons que cette place attribuée, en définitive, aux Caricacées, concilie les vues des botanistes qui leur trouvaient des affinités avec les Passifloracées, puisque les Achariacées faisaient naguère partie de cette famille, et de ceux qui leur trouvaient des ressemblances avec les Cucurbitacées, tout pres desquelles elles sont maintenant rangées.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

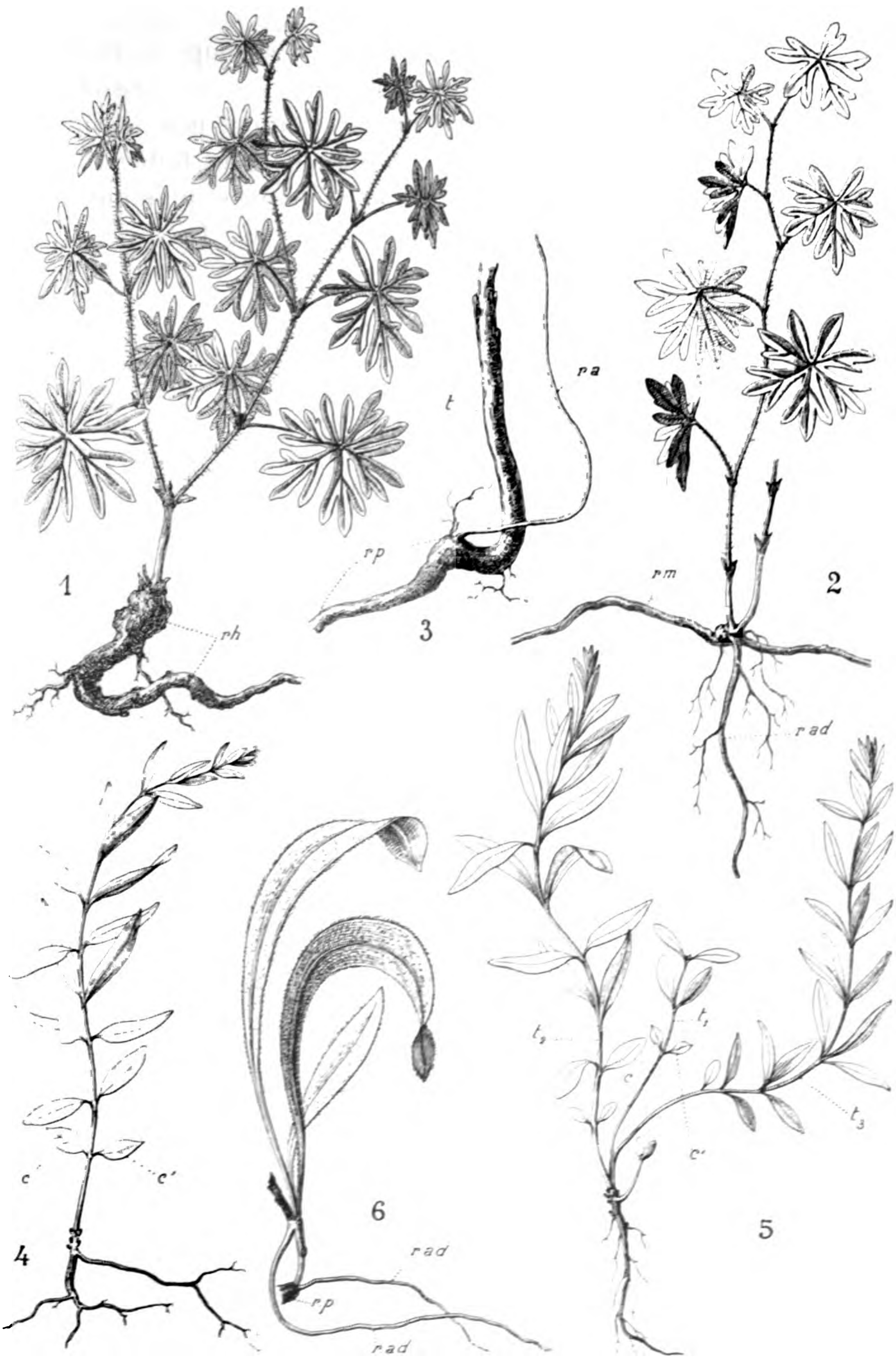
TABLE DES PLANCHES

ET FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

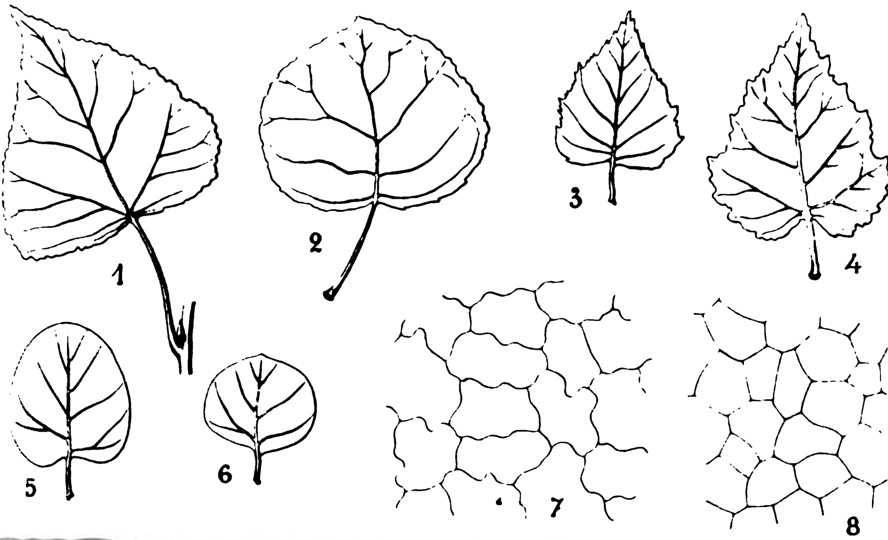
TABLE DES ARTICLES

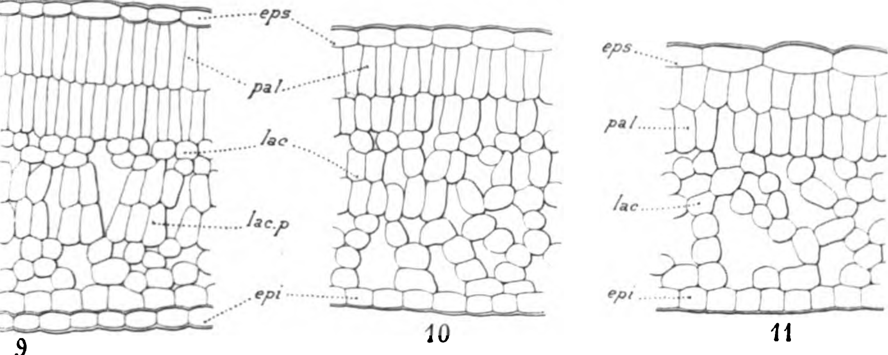
PAR NOMS D'AUTEURS

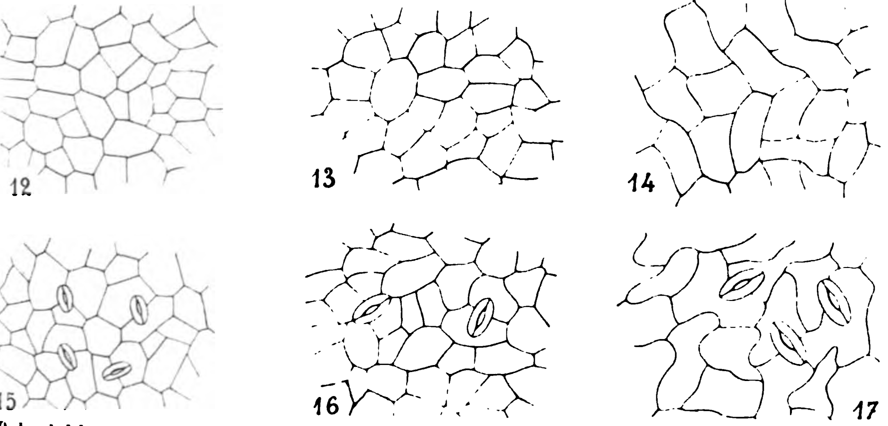
Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.



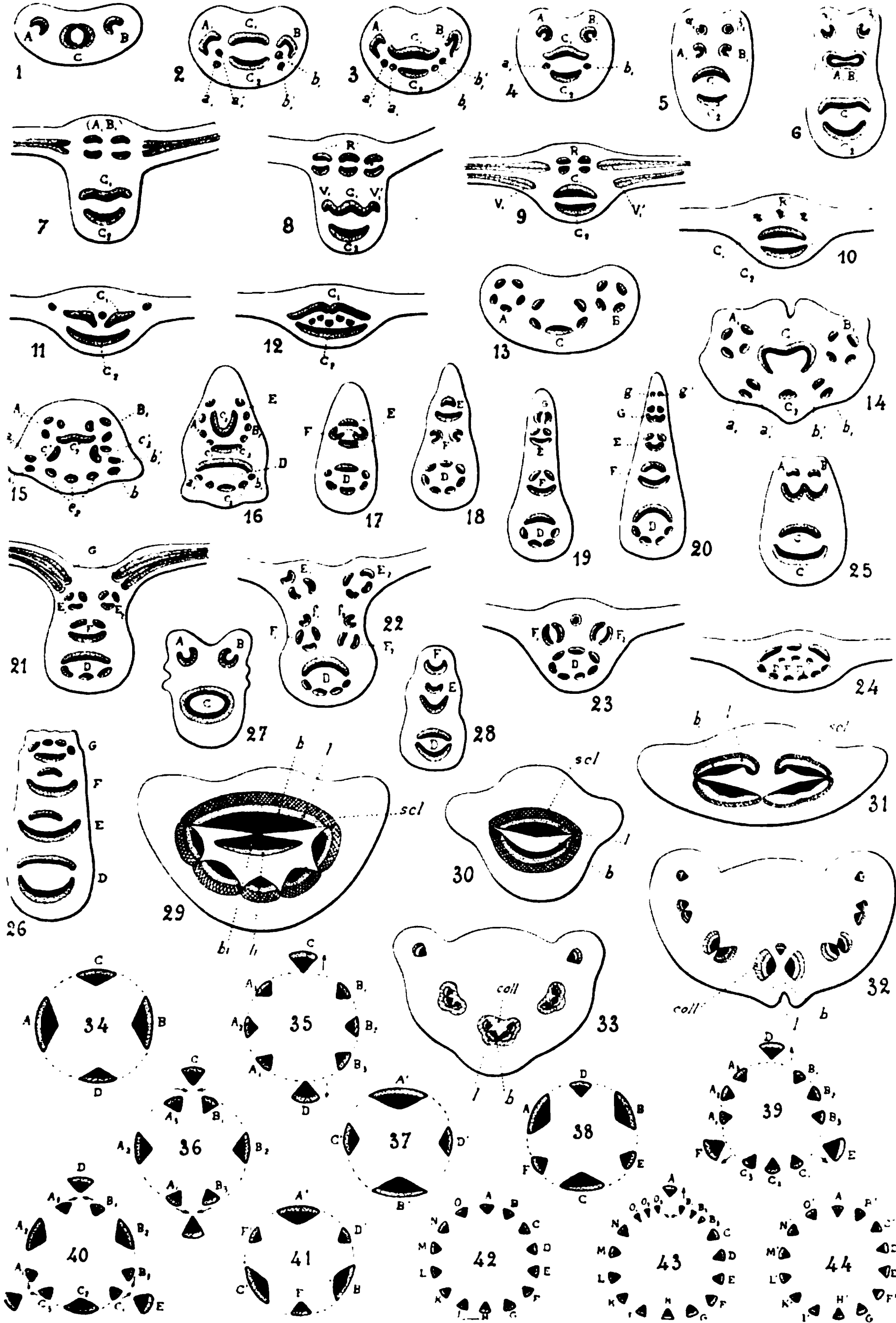
Dubard del. Poinsot sc.







Dubard del. Poinsot sc.



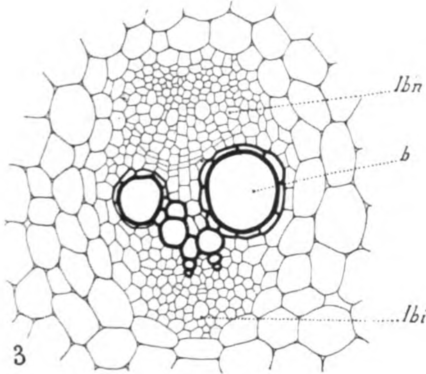
Dubard del. *Poinsot sc.*

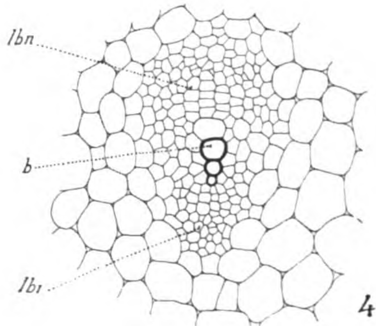
ep
lg
ph
col
cscl
fp
lbp
flb
lbs
ag
bsc
bs
bp
m
scl

1

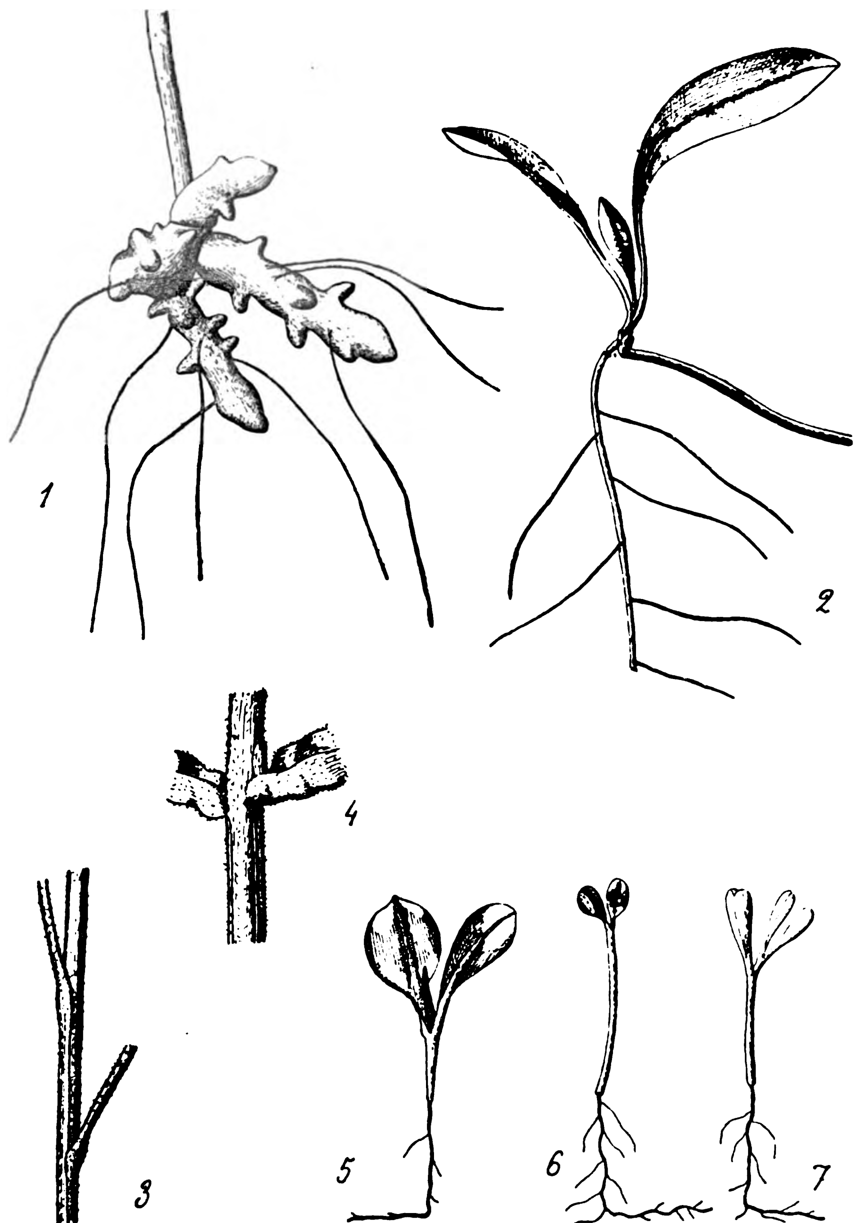
2

bp
scl

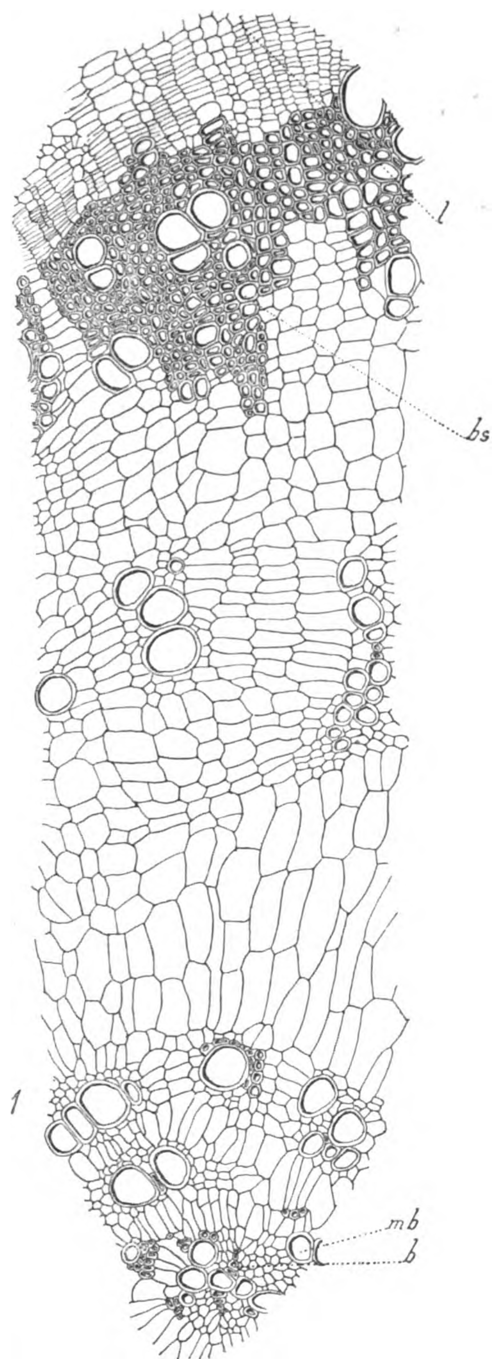


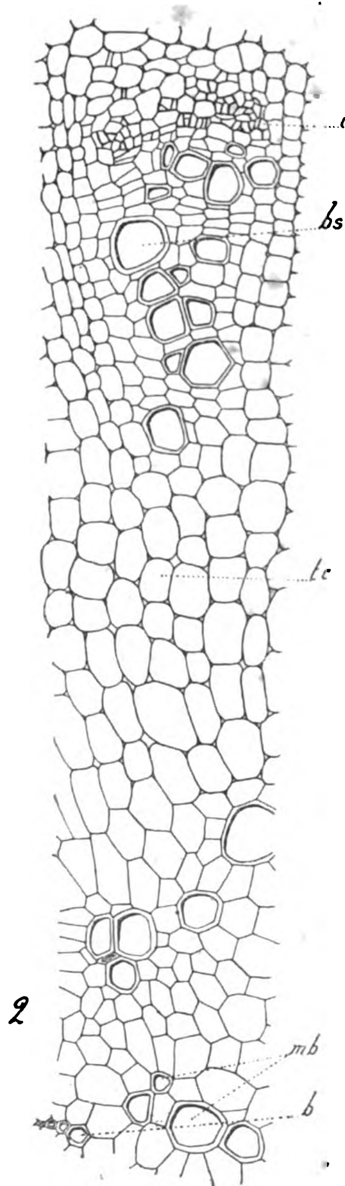


Dubard del. Poinsot sc.

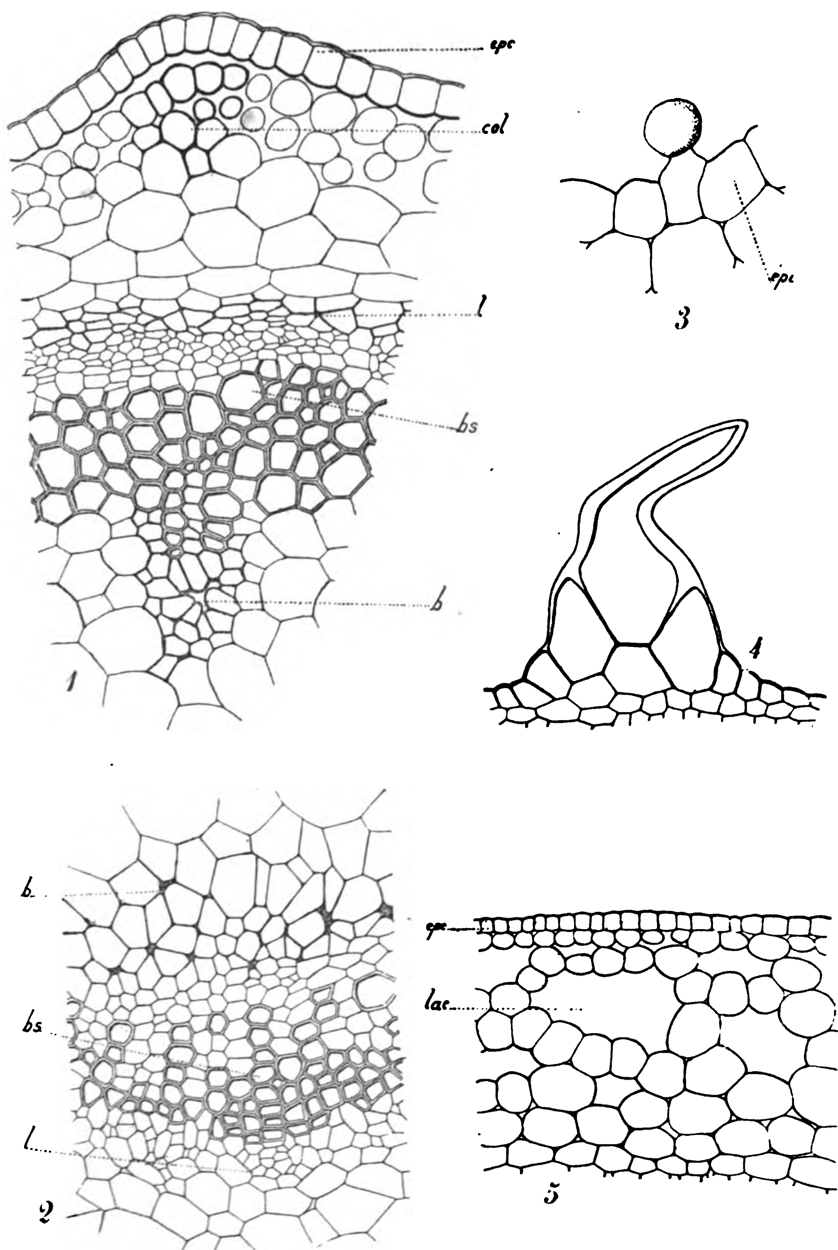


Jodin del.

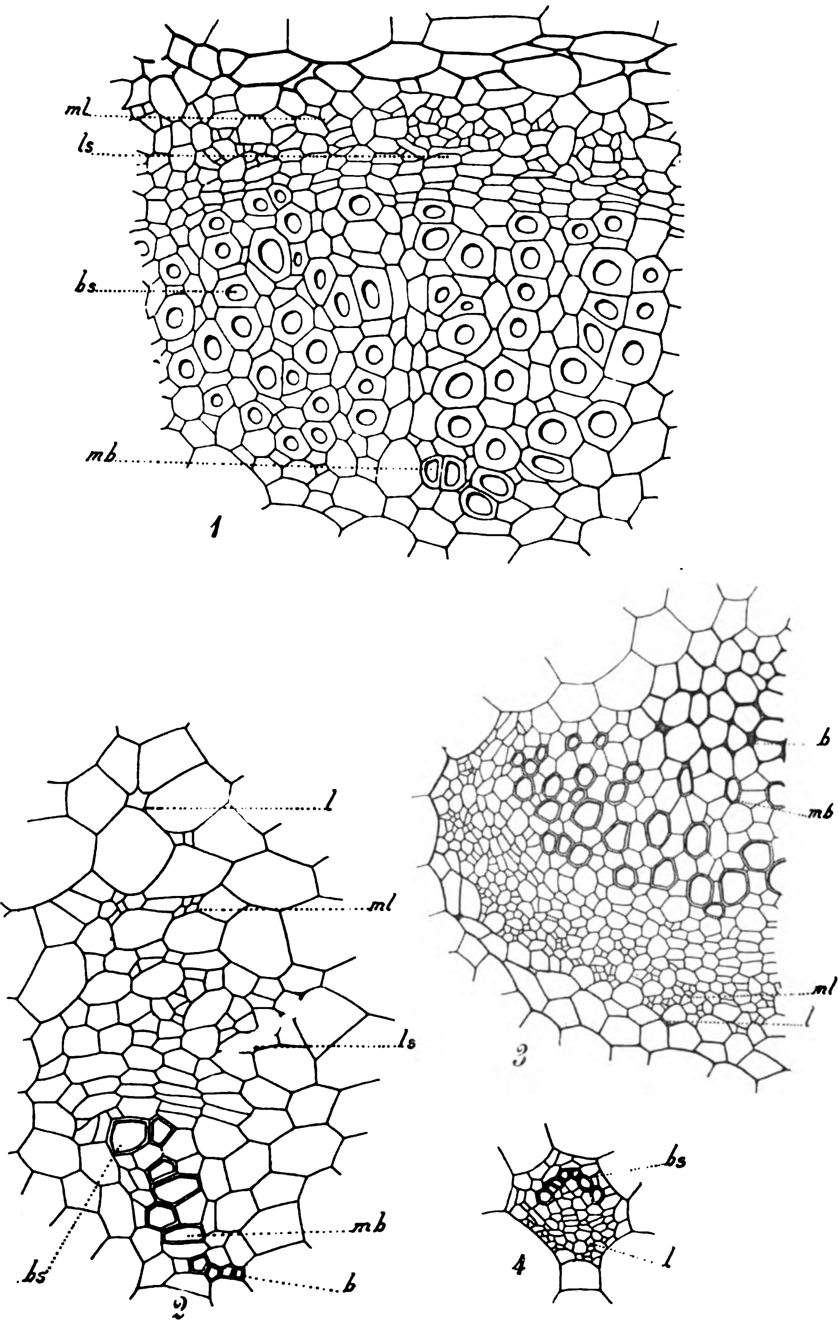




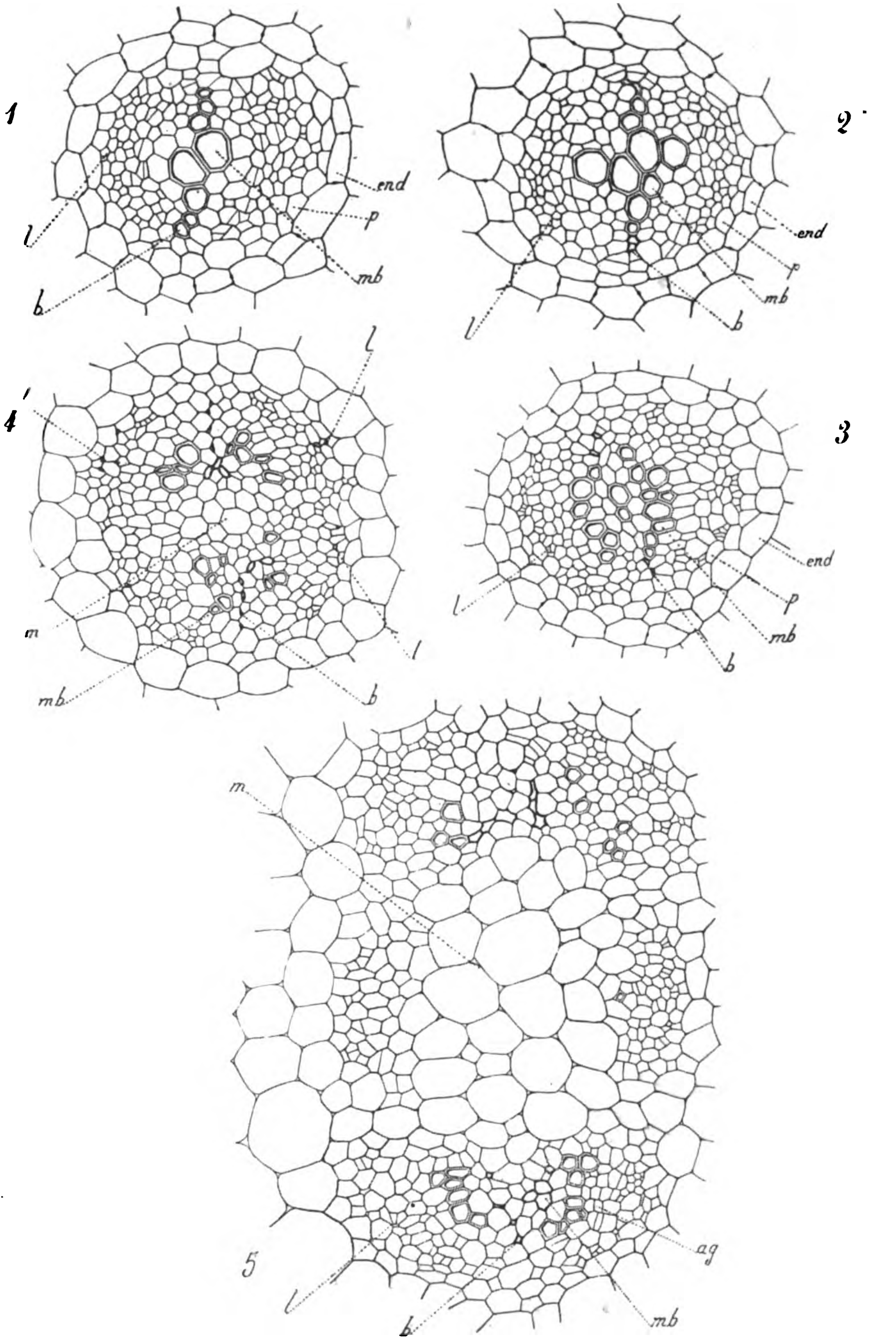
Jodin del.



Jodin del.



Jodin del.



Jodin del.

